Zytologische Untersuchungen der Gattung Centaurea

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Richard Fritsch
aus Landsberg (Warthe)

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Februar 1935
Tag der Promotion: 10. Mai 1935

Jena 1935

Universitäts-Buchdruckerei G. Neuenhahn, G.m.b.H., Jena

52

Referenten: Prof. Dr. Schürhoff
Prof. Dr. Diels

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meiner Mutter

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550815_0060

Einleitung.

Wohl keine andere Familie der Phanerogamen zeigt in der Entwicklung ihrer Haploidgeneration eine solche Variation wie die der Kompositen. Naturgemäß findet sich in einer so hoch entwickelten Familie sowohl in der männlichen wie in der weiblichen Haploidgeneration eine große Reihe wichtiger Progressionen, daneben aber auch primitiv zu wertende Erscheinungen als Relikte ursprünglicher Entwicklungsstufen. Beide Erscheinungsformen werden für die systematische Stellung der Familie und ihre Gliederung in Untergruppen von Wert sein, wie ja überhaupt die Beurteilung der Haploidgeneration für die Systematik auch der Phanerogamen mehr und mehr an Wert gewinnt. Dies beweist unter anderem die Berücksichtigung, die die Zytologie in Englers Syllabus gefunden hat. Über die Möglichkeiten ihrer Anwendung schreibt Engler: „Mancherlei Verbesserungen bisheriger Anschauungen dürften sich aus weiterer Berücksichtigung der Haploidgeneration ergeben" und an anderer Stelle: „Auf die haploide Generation oder Phase, das thalloidische, männliche oder weibliche Sexualzellen mit einfacher Chromosomenzahl erzeugende Gebilde, hat man weniger Rücksicht genommen, obwohl anzunehmen war, daß bei dieser Phase durch klimatische Einflüsse weniger Änderungen hervorgerufen werden als bei der mehr exponierten diploiden Generation. Es liegt dies daran, daß von der diploiden Generation leicht eine größere Anzahl Arten einer Familie ohne große Vorbereitungen untersucht werden kann, während für die Untersuchung der haploiden Generation, besonders der in der Samenanlage versteckten weiblichen, umständliche Manipulationen notwendig sind." Schürhoff (1926) sieht den Vorteil der Zytologie für die Systematik erstens darin, daß die Kennzeichen der Haploidgeneration von der Umwelt weniger beeinflußt werden und daß ihre Entwicklung bei den einzelnen Arten einer Familie viel weniger variiert als die des Diplonten. Zweitens findet man bei der Haploidgeneration vielfach überhaupt nur Gattungsunterschiede ausgebildet, so daß man um so klarer den Zusammenhang der Gattungen zu Familien und weiterhin der Familien zu Reihen erkennen kann. Daher ist bei der Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen die Zytologie anderen botanischen Gebieten sicher als gleichwertig an die Seite zu stellen, um so auf Grund möglichst aller Einzelmerkmale phylogenetische Schlüsse zu ziehen.

Die wichtigsten Merkmale der männlichen Haploidgeneration der Kompositen sind Tetradenteilung nach dem simultanen Furchungstyp,

Dreikernigkeit des reifen Pollens und Periplasmodium der Tapetenzellen. Alle drei Erscheinungsformen stellen höchste Entwicklungsstufen dar, wie später näher zu erläutern sein wird.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration weist folgende Eigentümlichkeiten auf: In der unitegminaten, tenuinuzellaten Samenanlage findet sich in der Regel eine Archesporzelle, doch ist bei einigen Arten auch zwei- und mehrzelliges Archespor beschrieben, z. B. innerhalb der Gattung Achillea, Chrysanthemum u. a. Eine Deckzelle wird nicht abgegeben. Die Anordnung der vier Makrosporen ist meist linear, nur selten, wie z. B. bei Sonchus arvensis (Dahlgren 1920), ist sie T-förmig, doch kommt dieser Erscheinung wohl keine systematische Bedeutung zu. Größere Variationen zeigen sich bei der Untersuchung der Frage, welche Makrospore sich zum definitiven Embryosack entwickelt. Vom Normalfall, der Entwicklung der chalazalen Makrospore, finden sich vielfach Abweichungen. Die häufigste von ihnen ist eine Entwicklung der mikropylaren Makrospore, wie es z. B. für Solidago serotina (Palm 1914) und Aster Pattersoni (Palm 1914/15) beschrieben ist. Eine der beiden zentral gelegenen Makrosporen der in Mehrzahl vorhandenen Tetraden liefert den Embryosack bei Chrysanthemum leucanthemum (Palm 1914/15). Mehrere Makrosporen entwickeln sich weiter bei Aster novae-angliae (Palm 1914), Culcitium reflexum (Afzelius 1924) u. a.

Auch Zahl und Ausbildung der Antipoden zeigt bei den Kompositen mannigfaltige Unterschiede. Im Normalfall werden drei einkernige Antipodenzellen ausgebildet, die entweder in Reihe untereinander, oder die eine zu unterst, die beiden anderen nebeneinander angeordnet sind. Die Ausbildung einer einzigen Antipode beschreibt Dahlgren 1924 bei Ursinia anthemidoideis. Zwei Antipodenzellen, von denen die obere zwei-, die untere einkernig ist, finden sich bei Helianthus annuus (Dahlgren 1924), bei Arnica montana (Afzelius 1924) u. a. Auch für mehrere Senecio-Arten beschreibt sie Afzelius 1924: „Eine sehr einfache Modifikation ist der zweizellige Typ. Dieser entsteht in der Weise, daß die beiden oberen Antipodenkerne in eine gemeinsame Plasmamasse eingeschlossen werden. Solche Embryosäcke haben also oberhalb der großen, basalen, einkernigen Antipodenzelle nur noch eine einzige, zweikernige Antipode, die ebenso groß oder oft sogar viel größer als die sonst ausgebildeten beiden oberen Antipoden zusammen ist.“ Eine Kernvermehrung in den drei Antipodenzellen ist von Dahlgren 1920 bei Chrysacoma Coma aurea, bei Galinsoga parviflora und bei Sonchus arvensis beschrieben. Schließlich ist auch Zellvermehrung in der Antipodenregion beschrieben, die zu Gruppen von 8, 12 und mehr Antipodenzellen führt, wie es Afzelius 1924 für die Gattung Senecio beobachtet hat. Zuweilen zeigen die Kompositen auch hausto-

rielle Ausbildung einer der Antipodenzellen, z. B. bei Athoma carnosa (Afzelius 1924). Sowohl Antipodenvermehrung wie Antipodenhaustorien sind als wesentliche Progressionen anzusprechen.

Eine Eigentümlichkeit der Kompositen sind die von Dahlgren 1924 bei Ursinia anthemoides und schon vorher bei Calendula-Arten von Tulasne 1855 beobachteten Synergiden-Haustorien. Daß es sich bei Calendula tatsächlich um Synergidenhaustorien und nicht, wie Tulasne selbst es zunächst angenommen hatte, um stark vergrößerte Suspensorzellen handelt, konnte Schürhoff 1927 durch spezielle Untersuchungen zeigen. „Die Synergide, in welche der Pollenschlauch gelangt ist, degeneriert regelmäßig ... die andere Synergide bleibt erhalten, ihr Plasma zeigt wabige Struktur und färbt sich weniger stark als vor der Befruchtung. Diese Synergide verlängert sich nunmehr weiter in die Mikropyle hinein; die seitlichen Zellen des Mikropylekanals werden hierbei größtenteils aufgelöst, und der Kern der Synergide wandert in das bereits blasenförmig gewordene Haustorium hinein."

Endospermhaustorien dagegen fehlen in der Familie der Kompositen vollständig. Die von Lavialle 1911 für Sonchus oleraceus und andere Arten beschriebenen sind von Dahlgren 1920 als falsch gedeutet erwiesen.

Eine Übereinstimmung der Endospermentwicklung für die ganze Familie nach dem zellularen Typus nahm Dahlgren 1920 an, doch fand er 1924 auch Ausbildung eines von Anfang an nuklearen Endosperms bei mehreren Gattungen, so daß man hier nicht mehr von einem für die ganze Familie charakteristischen Merkmal sprechen kann.

Wenn auch die Kompositen für eine zytologisch gut erforschte Familie gelten können, so sind doch die Untersuchungen innerhalb des Tribus der Cynareen zahlenmäßig nur gering und beschränken sich auf gelegentliche Feststellungen von Einzelheiten. Einer Ausfüllung dieser Lücke soll die vorliegende Arbeit dienen, die sich speziell mit der Zytologie der Gattung Centaurea befaßt.

Über die männliche Haploidgeneration der Gattung Centaurea liegen die ersten Angaben von Strasburger 1884 vor. Er beschreibt für Centaurea montana im reifen Pollenkorn zwei kleine auffallend schmale generative Zellkerne, die sich mit Jodgrün-Essigsäure färben, während der größere vegetative Zellkern ungefärbt bleibt. Genauere Untersuchungen über die Spermatogenesis wurden von W. Poddubnaja 1924 gemacht. Nach ihrer Beobachtung wird von allen Cynareen eine normale, zunächst linsenförmige, später runde oder spindelförmige generative Zelle ausgebildet, die frei im vegetativen Zellplasma liegt. Der generative Kern ist chromatinreich und mit Hämatoxylin Delafield stark färbbar. Er hat längliche oder runde Form und einen kleinen Nukleolus, während der vegetative Kern chromatinarm und schwer zu

färben ist. Noch im Pollenkorn teilt sich die generative Zelle. Während Poddubnaja bei anderen Cynareen das Vorhandensein von zwei spindelförmig gestalteten Spermazellen nachweisen konnte, gelang ihr ihre Auffindung bei den von ihr untersuchten Arten Centaurea cyanus und C. scabiosa nicht. Sie beschreibt für diese Arten nur das Vorhandensein von zwei nackten schmalen Spermakernen, die ohne eigene Plasmahülle frei im Plasma der vegetativen Zelle liegen. Für die beiden von ihr untersuchten Centaurea-Arten gibt Poddubnaja auch das Vorhandensein eines echten Periplasmodiums an.

Die Tapetenzellen enthalten nach ihrer Beschreibung mehrere Kerne, die miteinander verschmelzen, indem sie oft eine amöboide, biskuitförmige oder längliche Gestalt bekommen und zu riesiger Größe anwachsen. Während des Zerfalls der Tetraden werden dann die Tapetenzellmembranen gelöst, und das Plasma fließt, ein Periplasmodium bildend, in das Innere des Antherenfaches. Hier kommt es zu völliger Umfassung der Pollenkörner, worauf allmählich Degeneration des Periplasmodiums eintritt. Der Protoplast zerfällt in einzelne vakuolenreiche Flocken, die Kerne verkleinern sich und werden stärker färbbar. Nach der fertigen Ausbildung der Exine ist das Periplasmodium vollständig geschwunden.

Die Haploidzahl von Centaurea cyanus wird von Poddubnaja mit zwölf angegeben.

Die über den weiblichen Haplonten vorliegende Literatur weist folgende Mitteilungen auf.

Lavialle untersuchte 1912 Centaurea cirrhata und stellte ein einzelliges Archespor und Entwicklung der chalazalen Makrospore zum Embryosack fest. Seine weiteren Untersuchungen indessen befassen sich mehr mit der Fruchtwandbildung.

Über Centaurea dealbata, C. macrocephala und C. crocodylium macht M. Goldflus 1898—1899 einige Angaben. Sie gibt für C. crocodylium die Antipodenzahl mit drei an; bei den beiden anderen Arten fehlen Zahlenangaben, doch geht aus den Zeichnungen des reifen Embryosackes ziemlich bestimmt hervor, daß ebenfalls drei einkernige Antipoden beobachtet wurden. Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen möchte ich bereits an dieser Stelle darauf hinweisen, daß bei C. dealbata Kernvermehrung in den Antipodenzellen stattfindet. Die Ausbildung des Integuments wird dann von Goldflus genauer geschildert, hierbei wird für die Tapetenschicht die Bezeichnung „assise épitheliale“ vorgeschlagen. Hegelmaier hatte diese Ausbildung bereits für andere Kompositen beschrieben.

Von größerer Wichtigkeit sind die Untersuchungen von Dahlgren 1920 und 1924 über die Endospermbildung. In seiner ersten Veröffentlichung kommt Dahlgren, wie bereits erwähnt, zu dem Ergebnis, daß

für die Kompositen der zellulare Entwicklungstypus charakteristisch sei, doch fügt er hinzu: „Ich will jedoch nicht unterlassen, hier zu erwähnen, daß ein Präparat von Centaurea dealbata freie Endospermkerne zeigte. Ob hier ein normales Verhältnis, eine zufällige Abweichung oder ein Artefakt vorlag, kann ich jetzt nicht entscheiden." In seiner zweiten Arbeit untersucht Dahlgren dann die Gruppen Vernonieae, Anthemideae, Arctotideae, Cynareae und Mutisieae und findet hierbei in mehreren Gruppen ein von Anfang an nukleares Endosperm. Besonders bei ausführlicherer Untersuchung von C. dealbata sowie bei Untersuchung von C. scabiosa und C. glastifolia und von einigen anderen Gattungen ergab sich, daß die Endospermbildung der Cynareen vielleicht mit Ausnahme von Echinops, für deren Untersuchung die entscheidenden Stadien fehlten, nach dem nuklearen Typus vor sich geht.

Das Thema für meine Arbeit verdanke ich Herrn Professor Dr. Schürhoff, dem ich hierfür sowie für seine stete Hilfsbereitschaft und seine Anregungen bei Ausführung der Arbeit meinen besten Dank ausspreche.

Das untersuchte Material wurde in den Jahren 1933 und 1934 im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem gesammelt. Die Fixierung geschah mit Carnoyscher Lösung, die sich besonders für Kernteilungsfiguren gut bewährte. Die Färbungen wurden in der Regel mit Eisenalaun-Hämatoxylin vorgenommen. Da die Differenzierung der reifen Pollenkörner hierbei Schwierigkeiten machte infolge der starken Ausbildung der Exine, wurde die Färbung mit Safranin-Anilinblau angewandt. Wo auch sie versagte, wurde zunächst mit der von Strasburger 1884 vorgeschlagenen Jodgrün-Essigsäure gefärbt. Noch besser erwies sich eine Färbung der generativen Kerne mit Hilfe von Karmin-Essigsäure nach der Heitzschen Methode, die auch an unfixierten Pollenkörnern angewandt werden konnte. Sie führte in allen Fällen zum Erfolg, der vegetative Kern wurde allerdings bei dieser Methode gar nicht oder doch nur schwach tingiert.

Das in Paraffin eingebettete Material wurde bei jüngeren Stadien der männlichen und weiblichen Haploidgeneration 5 μ dick geschnitten, bei älteren Stadien der weiblichen Haploidgeneration 10 μ dick.

Eigene Untersuchungen.

1. Centaurea bella.

Schon in sehr frühem Stadium beginnen sich die Pollenmutterzellen und Tapetenzellen voneinander zu differenzieren. Die Tapetenzellen umgeben in einschichtiger lückenloser Lage den inneren Komplex der sporogenen Zellen. Die Pollenmutterzellen bilden ein durch regelmäßige Lagerung auffallendes, zusammenhängendes, mehrschichtiges Gewebe. Während in jungen Stadien sich sämtliche Pollenmutterzellen eines Antherenfaches in demselben Teilungszustand befinden, läßt sich in späteren Stadien, wenn die Anthere eine größere Länge erreicht hat, häufig feststellen, daß die am Grunde des Antherenfaches liegenden Zellen in ihrer Entwicklung den an der Spitze liegenden voraus sind, so daß oft mehrere Entwicklungsstufen in einem einzigen Antherenfache zu beobachten sind.

Bei der Beschreibung der allotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen will ich mit der Synapsis beginnen, ohne auf die verschiedenen präsynaptischen Stadien näher einzugehen. Während die späteren Teilungsschritte sich sehr rasch vollziehen, dauert die Synapsis längere Zeit. Auf ihrem Höhepunkt bildet das Chromatin im Zellkern ein dichtes Fadenknäuel, das dem Nukleolus eng anliegt. Das Protoplasma füllt den ganzen Zellraum außerhalb des großen Zellkernes gleichmäßig aus, ohne Vakuolen oder wabiges Gewebe erkennen zu lassen. Während die Entwicklung im Zellkern jetzt zur Diakinese fortschreitet, beginnen die bisher im festen Zusammenhang liegenden Zellen sich voneinander zu lösen; es treten Interzellularen auf, die sich rasch vergrößern und schließlich eine vollständige Trennung der Zellen voneinander zur Folge haben.

Aus dem Fadenknäuel der Synapsis differenzieren sich durch Zusammenziehung beim Übertritt in das Stadium der Diakinese allmählich die Gemini. Auf dem Höhepunkt der Diakinese sind die Doppelchromosomen oder Gemini stark verkürzt, rundlich bis oval geformt, seltener stäbchenförmig. Hämatoxylin färbt sie sehr intensiv. Der Nukleolus ist noch vorhanden, doch zeigt er die ersten Anzeichen der Desorganisation; er ist kleiner geworden und beginnt seine Tinktionsfähigkeit zu verlieren. Dieses Stadium der Diakinese eignet sich am besten für die Zählung der Chromosomen. Als ihre Zahl konnte für Centaurea bella 12 festgestellt werden. In Abb. 2 gebe ich eine Kernplatte der Reduktionsteilung wieder.

Während der Nukleolus jetzt ganz verschwindet, löst sich auch die bei der Diakinese noch schwach sichtbare Zellmembran auf, und

aus dem Zytoplasma differenziert sich die Spindel für die Reduktionsteilung. Das Zytoplasma seitlich der Spindel zeigt einen wabigen Bau und unterscheidet sich scharf von der fädigen Spindelsubstanz.

Das anschließende Stadium der Anaphase zeigt die Abb. 3. Die Gemini haben durch Längsspaltung je zwei Chromosomen gebildet, die sich längs der Spindelfasern an die Pole begeben. Sind die Chromosomen in der Telophase an den Polen angelangt, so treten die Zentralspindelfasern stark hervor. Es kommt jedoch nicht zur Ausbildung eines Phragmoplasten und damit zur Zellwandbildung, vielmehr verschwinden die Spindelfasern bald wieder, und die homöotypische Teilung schließt sich unmittelbar an. Auch die an den Polen gebildeten Tochterkerne sind nicht in ein Ruhestadium übergegangen. Ihre Chromosomen verlängern sich zwar etwas und verlieren ihre scharfe Umgrenzung, so daß ein Zählen in diesem Zustand meist nicht mehr möglich ist, doch behalten sie ihre Individualität im Gegensatz zum Verhalten der Chromosomen nach somatischen Teilungen. Man bezeichnet dieses Stadium als Interkinese.

Die nunmehr folgende homöotypische Teilung unterscheidet sich von der typischen nur dadurch, daß die Spaltung der Chromosomen nicht in der Prophase erfolgt, sondern bereits in der Prophase der heterotypischen Teilung eingetreten ist.

Jeder der beiden Tochterkerne bildet eine bipolare Spindel aus, nachdem die Chromosomen wieder zur Kernplatte geordnet sind. Die beiden Spindeln stehen in ihrer Richtung senkrecht zueinander, so daß die vier Kerne, die sich nach Abschluß der Teilung gebildet haben, in den Ecken eines Tetraeders stehen. Die Spindelfasern treten zwischen den vier ausgebildeten Kernen noch einmal scharf hervor, wiederum ohne daß es zur Anlage eines Phragmoplasten kommt. Teilung des Plasmas und Wandbildung gehen so vor sich, daß nach Abschluß der homöotypischen Teilung von der Peripherie her eine Einschnürung beginnt, die sich zentripetal bis zur Mitte hin fortsetzt. Es liegt also der simultane Furchungstyp vor. Die vier Zellen bleiben noch einige Zeit von der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle umgeben, bis sie sich vollkommen abgerundet haben.

Wenn sich die Pollen aus dem Tetradenverbande lösen, sind sie einkernig und gleichmäßig dicht mit Plasma angefüllt. Sie beginnen jetzt sehr stark zu wachsen, wodurch sich im Innern große Vakuolen bilden. Gleichzeitig degenerieren die Tapetenzellen, wie weiter unten dargestellt werden wird, und ihr Inhalt fließt zwischen die Pollenkörner. In diesen ist infolge der sehr raschen Größenzunahme das Zytoplasma nur noch als ein dünner Wandbelag vorhanden, der Kern liegt, von einem schmalen Plasmastreifen umgeben, der Wand an. Während nun durch Aufnahme von Nährmaterial aus dem Periplas-

modium das Pollenkorn sich langsam wieder mit Plasma zu füllen beginnt, teilt sich der Kern. Im Anschluß an die Teilung wird durch Zellwandbildung die kleinere uhrglasförmige Antheridiummutterzelle von der großen vegetativen Zelle abgetrennt.

Schon gleich nach dem Lösen aus dem Tetradenverband hat bei den Pollenkörnern die Ausbildung der Exine begonnen. Jetzt differenziert sich diese in eigenartiger Weise. Es wird eine helle Mittelschicht ausgebildet, die eine feine, radial gestellte Struktur zeigt. Nach innen und nach außen wird sie durch eine dunkler gefärbte granulierte Schicht abgeschlossen. Spätere Stadien zeigen nur noch zwei Schichten, die innerste ist geschwunden. Die drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch sind deutlich zu erkennen, die Exine ist hier unterbrochen. Die ursprünglich runde Form des Pollenkornes ist nach fertiger Ausbildung der Exine im Querschnitt etwa die eines gleichseitigen Dreiecks mit abgerundeten Ecken.

Zytoplasma und Exine werden in der weiteren Entwicklung immer dichter, so daß eine Differenzierung nach der Eisen-Hämatoxylinfärbung nur noch schwer gelingt. Inzwischen ist die generative Zelle des Pollenkorns unter Loslösung von der Wand in die vegetative Zelle eingewandert; die sie bisher umgebende Zellwand löst sich auf, und die Zytoplasmen beider Zellen verschmelzen miteinander. Der generative Kern teilt sich noch einmal und liefert die beiden Spermakerne. Das reife Pollenkorn zeigt also einen großen vegetativen Kern und zwei kleinere spindelförmig gestreckte Spermakerne frei im Plasma liegend.

Die Tapetenzellen, die in einzellreihiger Wand die Antherenfächer auskleiden, sind nur in den allerjüngsten Stadien einkernig. Schon während der Synapsis der Pollenmutterzellen hat sich ihr Kern ein- oder zweimal geteilt. Da diesen Kernteilungen, die auf mitotischem Wege vor sich gehen, keine Wandbildung folgt, sind die Zellen in diesem Stadium meistens vierkernig. Es kommt dabei zu Kernverschmelzungen. Die verschmolzenen Kerne führen eine weitere Teilung als Einheit aus und liefern dann infolge ihrer hohen Chromosomenzahl entsprechend große Teilungsfiguren (Abb. 1). Beim Wachsen der Antheren vergrößern sich auch die Tapetenzellen, so daß sie ständig das Pollenfach auskleiden.

Wenn die Pollentetraden zerfallen und sich die einzelnen Pollenkörner ausbilden, beginnt die Desorganisation der Tapetenzellen. Die Kerne einer Zelle verlieren ihre Struktur und verschmelzen miteinander zu einem neuen Kern von länglicher bis biskuitförmiger Gestalt, der zu riesiger Größe heranwächst. Etwa während des Vakuolenstadiums der Pollenkörner verschmelzen die Tapetenzellen unter Auflösung ihrer Wände zu einem gemeinschaftlichen Periplasmodium.

Der gesamte Inhalt fließt in das Innere des Antherenfaches und legt sich um die Pollenkörner, ohne jedoch den Raum zwischen ihnen lückenlos auszufüllen. Die Kerne lösen sich allmählich vollständig auf, die Gesamtsubstanz dient dabei zum Aufbau der jungen Pollenkörner. Wenn diese fertig ausgebildet sind, ist auch das Periplasmodium vollständig resorbiert.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der weiblichen Haploidgeneration. Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinuzellat. Es wird stets nur eine Archesporzelle angelegt, die ohne Abgabe einer Deckzelle in die Embryosackmutterzelle übergeht. Sie läßt sich etwa während der frühen Synapsis der Pollenmutterzellen erkennen. Umgeben ist sie von der einschichtigen Nuzellusepidermis; erst nach den allotypischen Teilungen bildet sich die innere Schicht des Integuments als Tapetum aus. Die Embryosackmutterzelle vergrößert sich sehr stark und führt die Reduktionsteilungen in normaler Weise aus. Auf dem Höhepunkt der Synapsis liegt das Fadenknäuel dem großen runden Nukleolus dicht an. Im Pachynema werden feine perlschnurartige Fäden gebildet; sie zeigen sich längsgespalten und liefern durch Kontraktion und Verdickung die Gemini (Abb. 10). Im Anschluß an die Diakinese wird dann die Spindel ausgebildet. Es kommt zur ersten Zellteilung, die die Dyade liefert. Die homöotypische Teilung schließt sich unmittelbar an. Die auf diese Weise gebildeten vier Makrosporen liegen in einer Reihe, sie sind zunächst gleich groß und durch Querwände voneinander getrennt. Von ihnen entwickelt sich stets die chalazale zum Embryosack, während die drei anderen mit der mikropylaren beginnend degenerieren. Die Abb. 14 zeigt die beiden an der Mikropyle gelegenen Makrosporen in Degeneration, der Kern der chalazalen Makrospore ist schon im Begriff, sich weiter zu teilen.

Das Produkt dieses Teilungsschrittes ist der zweikernige Embryosack. Er zeigt die beiden Kerne an den Enden liegend, durch eine große Vakuole voneinander getrennt. Eine Wand wird zwischen den beiden Kernen wie auch bei den folgenden Teilungen im Embryosack nicht ausgebildet. Beide Kerne teilen sich jetzt gleichzeitig und liefern den vierkernigen Embryosack. Von den vier Tochterkernen liegen zwei im mikropylaren und zwei im chalazalen Teil des Embryosackes, sie sind durch die Vakuole getrennt. Der dritte Teilungsschritt liefert dann den achtkernigen Embryosack. Schon im Stadium des zweikernigen Embryosackes beginnen die Zellen der Nuzellusepidermis zu degenerieren, sie verschwinden bald ganz, so daß der Embryosack von der zum Tapetum ausgebildeten inneren Integumentschicht umgeben ist.

Im achtkernigen Embryosack ordnen sich in normaler Weise die beiden Synergiden und die Eizelle am Mikropylarende zum Eiapparat. Die drei Antipodenzellen sind stark entwickelt, sie bleiben jedoch ein-

kernig. Eine von ihnen liegt zu unterst, die beiden anderen nebeneinander im chalazalen Teil des Embryosackes. Sie beginnen schon vor der Befruchtung zu degenerieren und zeichnen sich dann durch starke Hypertrophie aus (Mikrophot. 1).

Durch das starke Wachstum ist der Embryosack plasmaarm geworden, zahlreiche Vakuolen durchsetzen ihn. Die beiden Polkerne werden in der Mitte nur durch Plasmastränge gehalten. Sie lagern sich nebeneinander, verschmelzen jedoch erst kurz vor der Befruchtung. Nach stattgefundener Befruchtung beginnt der jetzt triploide sekundäre Embryosackkern sich mehrfach rasch zu teilen und das Endosperm zu liefern. Die Teilungen finden im Anfang ohne nachfolgende Zellwandbildungen statt; erst wenn eine größere Zahl von Kernen ausgebildet ist, werden sekundär im mikropylaren Teil Wände gebildet, während im unteren Teil des Embryosackes die Kerne frei liegen und nur durch dünne Plasmastreifen verbunden sind. Die befruchtete Eizelle liefert auf normale Weise den Embryo.

2. Centaurea pulcherrima.

Haben die somatischen Teilungen im männlichen Archespor ihren Abschluß gefunden, so ist das Innere des Antherenfaches mit dem zusammenhängenden Gewebekomplex der Pollenmutterzellen lückenlos angefüllt, die von dem Tapetum in einreihiger Zellschicht umgeben werden. Die Synapsis der Pollenmutterzellen scheint von längerer Dauer zu sein. Während dieser Zeit teilen sich die Kerne der Tapetenzellen, so daß gegen Ende der Synapsis häufig zwei- und vierkernige Zellen beobachtet werden konnten. Die Kerne liegen im Innern der Zelle zusammengedrängt, sie haben in der Regel mehrere Nukleoli. Das Plasma ringsherum ist vakuolenfrei und von gleichmäßiger dichter Struktur.

Bereits im nächsten Stadium der Reifeteilung — in der Diakinese — macht sich eine Lockerung der Pollenmutterzellen aus ihrem bisher fest zusammenhängenden Verband bemerkbar. Gleichzeitig vergrößert sich das Antherenfach, so daß die sich bald abrundenden Zellen frei in ihm liegen. Zum Beginn der Diakinese zeigen die Gemini langgestreckte Gestalt: die beiden homologen Chromosomen liegen entweder parallel oder sie berühren sich an einem Ende und bilden dann eine V-förmige Figur. Später runden sich die Gemini zu fast kugelförmigen Körperchen ab, bei denen sich die Zusammensetzung aus zwei Chromosomen nicht mehr erkennen läßt. Dieser Zeitpunkt eignet sich am besten zur Zählung; für Centaurea pulcherrima konnte ebenfalls die Haploidzahl 12 festgestellt werden.

Während der Diakinese ist der Nukleolus noch vorhanden, doch verschwindet er, wenn in der Metaphase die Spindel angelegt wird. Gleichzeitig löst sich die Kernmembran auf. In der letzten Phase der heterotypischen Teilung treten die Spindelfasern noch einmal sehr stark hervor, ohne daß es jedoch zur Anlage eines Phragmoplasten kommt. In der Interkinese konnte wiederum die Haploidzahl 12 mit Sicherheit festgestellt werden. Die einzelnen Chromosomen erscheinen auch hier wie die Gemini in der Diakinese als abgerundete Körperchen, nur sind sie wesentlich kleiner. Eine Längsspaltung ist infolge der starken Kontraktion in diesem Stadium nicht zu erkennen. Die Spindeln der homöotypischen Teilung stehen senkrecht zueinander, so daß nach Abschluß der Teilung die vier neugebildeten Kerne in den Ecken eines Tetraeders angeordnet sind.

Es setzt jetzt die Zellbildung nach dem Furchungstyp ein. An der Peripherie der Pollenmutterzelle beginnt die Einschnürung des Plasmas und schreitet dann zentripetal fort. Etwa zum gleichen Zeitpunkt treffen sich die vier Einschnürungen, von denen im Schnitt in der Regel nur drei zu sehen sind, in der Mitte, so daß die vier Tochterzellen gleichzeitig gebildet werden. Die jungen Pollenkörner bleiben noch einige Zeit von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben, man erkennt dabei besonders gut ihre Lagerung in Tetraederform. Durch Verschleimung der Membran löst sich der Tetraederverband; die freien Pollen beginnen stark zu wachsen, wobei eine große zentrale Vakuole in ihrem Inneren auftritt. Gleichzeitig beginnt die Ausbildung der kräftigen Exine. Sie zeigt in der Mitte eine feine radial gestellte Stäbchenschicht, der sich nach innen und nach außen eine dichter gefärbte, körnig strukturierte Schicht anschließt. Deutlich treten schon im einkernigen Stadium die drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch hervor, da die Exine an diesen Stellen unterbrochen ist.

Der Zellkern, der durch die Vakuolenbildung nur von einem dünnen Plasmastreifen umgeben der Zellwand anliegt, beginnt sich jetzt zu teilen. Es wird die Antheridiummutterzelle abgegeben, die in das Plasma der vegetativen Zelle einwandert und hier die sie umgebende Membran verliert. Später teilt sich die Antheridiummutterzelle noch einmal und liefert die beiden Spermakerne. Das reife Pollenkorn ist also dreikernig.

Schon während des Loslösens der jungen Pollen aus dem Tetradenverband hat die Degeneration der Tapetenzellen begonnen. Etwa zu dem Zeitpunkt, wo das Pollenkorn zweikernig ist, beginnt das Einwandern der Tapetenzellen in das Innere des Antherenfaches. Ihr Inhalt legt sich in einzelnen Fetzen den Pollenkörnern an. Er zeigt eine unregelmäßige schaumige Struktur, in der sich einzelne dunklere Flecke erkennen lassen; wahrscheinlich handelt es sich um die Reste

der Nukleoli aus den bereits aufgelösten Zellkernen. Die Aufnahme des Plasmas durch das Pollenkorn findet an den Austrittsstellen für den Pollenschlauch statt. Hierzu schreibt W. Braun 1929 auf Grund seiner Beobachtungen in der Familie der Dipsacaceen: „Die außerordentliche Dicke der Exine würde einer Zuleitung von Nährstoffen aus dem Periplasmodium durch Diffusion ohne Zweifel großen Widerstand entgegensetzen und es ist anzunehmen, daß hier (bei Dipsacus ferox) in gleicher Weise, wie ich es bei Scabiosa atropurpurea beobachtet habe, das Periplasmodium einen Pfropf durch das Loch in der Exine treibt, wodurch sich dann der Protoplast des Pollenkorns und das Periplasmodium dicht aneinanderlegen." Ein gleiches Verhalten zeigt meine Abb. 23.

Bald nach der Ausbildung der Antheridiummutterzelle setzt die Degeneration des Periplasmodiums ein; wenn das Pollenkorn dreikernig geworden ist, sind die Reste des Periplasmodiums vollständig geschwunden. Die Exine ist inzwischen so stark geworden, daß eine Differenzierung nach der Färbung mit Hämatoxylin nicht mehr gelang, doch ließen sich die beiden Spermakerne mit Karmin-Essigsäure gut färben.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration beginnt mit der Differenzierung des einzelligen Archespors in der unitegminaten, tenuinuzellaten Samenanlage. Ohne Abgabe einer Deckzelle geht die subepidermal gelegene Archesporzelle in die Embryosackmutterzelle über. Nachdem sie sehr stark gewachsen ist, beginnt sie die Reduktionsteilung etwa zur Zeit, wenn in den Antherenfächern die Tetradenbildung einsetzt.

Einzelne Stadien der Reduktionsteilung zeigen die Abb. 25 bis 28. Das zu Beginn dieser Teilungen in der Embryosackmutterzelle noch fast lückenlos vorhandene Plasma ist bereits bei der Metaphase bis auf geringe Reste an den Polen der Spindel aufgebraucht. Erst nach Ausbildung der Makrosporentetrade füllen sich die neu gebildeten vier Zellen wieder mit Plasma. Nach der heterotypischen Teilung findet Wandbildung statt; in beiden Dyadenzellen geht die homöotypische Teilung gleichzeitig vor sich. Zu dieser Zeit sind die Zellen noch von der regelmäßig gebauten Nuzellusepidermis umgeben, doch zeigt sie schon beim Stadium des zweikernigen Embryosackes starke Degenerationserscheinungen und ist beim vierkernigen Embryosack bis auf geringe Reste geschwunden.

Von den vier Makrosporen entwickelt sich die zur Chalaza hin gelegene zum Embryosack, die drei anderen degenerieren. Die Abb. 30 zeigt den durch den ersten Teilungsschritt der chalazalen Makrospore entstandenen zweikernigen Embryosack. Im vierkernigen Embryosack liegen die Kerne fast in einer Reihe untereinander an-

geordnet, sie alle sind durch große Vakuolen getrennt, beides wohl als Folge der starken Längsstreckung. Man erkennt noch besonders im chalazalen Teil die Reste der Nuzellusepidermis, die sich dort selbst im achtkernigen Stadium noch finden und ein unmittelbares Anliegen des Embryosackes an die vom Integument gebildete Tapetumschicht verhindern.

Der achtkernige Embryosack zeigt zunächst ein regelmäßiges Bild. Der sekundäre Embryosackkern, durch Verschmelzung der Polkerne entstanden, liegt unmittelbar unter der Eizelle. Besonderes Interesse verdient das Verhalten der Antipodenzellen. Sie liegen anfangs untereinander in dem langgestreckten chalazalen Ende des Embryosackes, der durch eine isthmusartige Einschnürung vom oberen Teil getrennt ist. Dann teilt sich jeder Kern einmal und liefert, da eine Zellteilung nicht folgt, zweikernige Antipodenzellen (Abb. 32). Es kann angenommen werden, daß die Teilung auf normalem mitotischen Wege vor sich geht. Die Kerne liegen in dünnen Plasmastreifen den Zellwänden an. Die der beiden oberen Zellen sind nebeneinander, die der unteren Zellen übereinander gelagert. Der ersten Teilung folgt eine zweite, so daß jede Antipodenzelle vierkernig wird. Sie verbleibt aber nur kurze Zeit in diesem Stadium, die Kerne degenerieren sehr rasch, wobei sie sich durch starke Hypertrophie auszeichnen, wie es Abb. 33 zeigt. Zur Ausbildung von Zellwänden kommt es wohl infolge der frühzeitigen Degeneration nicht.

Ein ähnliches Verhalten der Antipodenzellen ist von F. Weinedel-Liebau 1928 für Artemisia absinthium und A. campestris beschrieben mit dem Unterschied, daß hier nur zwei Kerne in jeder Antipodenzelle ausgebildet werden. Auch ist bei beiden Arten die unterste Zelle zu einem Antipodenhaustorium ausgebildet, eine Progression, die bei Centaurea durch das vorteilhaftere nukleare Endosperm ersetzt ist, wie später zu zeigen sein wird.

3. Centaurea dealbata.

Bei der Untersuchung der männlichen Haploidgeneration zeigen die Schnitte früher Stadien die Anlage der Pollenmutterzellen in den Antheren in mehreren Reihen. Diese sind von der geschlossenen Schicht der Tapetenzellen umgeben, die während der Synapsis meist schon zwei- oder vierkernig geworden sind. Das Stadium der Synapsis dauert längere Zeit an, bietet aber keine Sonderheiten.

Das anschließende Stadium der Diakinese zeigt die Gemini von runder oder schwach gestreckter Gestalt und von verschiedener Größe. Ihre Zahl beträgt 12. Unter Auflösung der Kernmembran differenziert

sich aus dem Plasma der Zelle die bipolare Spindel. Während das Zytoplasma in der Diakinese noch ein gleichmäßiges Aussehen zeigt, erhält es in der Anaphase eine ungleichmäßige, schaumige Struktur, von der sich die gleichmäßige Substanz der Spindelfasern deutlich abhebt. Die durch diesen Teilungsschritt gebildeten Tochterkerne lassen in der Interkinese, in der sie nicht zu Ruhekernen umgebildet werden, deutlich die Chromosomen erkennen. Eine Längsspaltung der einzelnen Chromosomen ist nicht zu sehen, vielmehr erscheinen sie wie die Gemini der Diakinese als runde Körperchen, nur wesentlich kleiner als diese. Auch in diesem Stadium war die Feststellung der Haploidzahl 12 möglich.

In der unmittelbar folgenden homöotypischen Teilung verlaufen die Spindelfasern teils parallel (Abb. 38), teils kreuzen sie sich (Abb. 40). Nach Ausbildung der vier Kerne treten zwischen ihnen sekundär angelegte Spindelfasern stark hervor, doch führen sie nicht zur Anlage eines Phragmoplasten; die Teilung erfolgt vielmehr nach dem Furchungstyp, indem sich von außen Einschnürungen bilden, die schließlich um jeden Tetradenkern eine gleiche Menge Plasma abschnüren. Während diese Teilung anscheinend sehr schnell vor sich geht, da sich die einzelnen Zwischenstufen nur sehr selten finden lassen, bleiben dann die neugebildeten Tochterkerne noch längere Zeit von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben. Erst allmählich verschleimt diese, löst sich schließlich ganz auf und entläßt die einzelnen inzwischen vollkommen abgerundeten Pollenkörner.

Die jungen Pollenkörner nehmen jetzt rasch an Größe zu und umgeben sich mit einer Exine. Es bildet sich im Innern eine große zentrale Vakuole aus, wodurch der Zellkern seine Lage dicht an der Zellwand in einen Plasmastreifen eingebettet erhält. Hier kommt es zur ersten Teilung des primären Pollenkerns. Der zwischen den Tochterkernen angelegte Phragmoplast dehnt sich nach allen Seiten zentrifugal aus, bis er die Zellwand des Pollenkornes berührt. So trennt die im weiteren Verlauf der Teilung angelegte Zellwand eine uhrglasförmige generative Zelle von der großen vegetativen ab (Abb. 42). Durch das Einwandern der Tapetenzellen zum Periplasmodium werden dem Pollenkorn in diesem Zeitpunkt neue Nahrungsstoffe zugeführt, die Vakuolen schwinden ganz und der vegetative Kern wandert wieder in die Mitte des Plasmas. Ist das Gesamtpollenkorn mit Zytoplasma angefüllt, so findet die Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative statt. Bald darauf löst sich ihre Zellwand auf und die Zytoplasten der beiden Zellen verschmelzen zu einer homogenen Masse. Durch Teilung des generativen Kernes werden jetzt die beiden Spermakerne gebildet. Sie nehmen spindelförmige Gestalt an, Nukleoli werden in

ihnen nicht ausgebildet, auch sind sie im Vergleich zu dem großen stark tingierten vegetativen Kern nur klein.

Die weibliche Archesporzelle ist durch ihre Größe und durch ihr stärker gefärbtes Plasma schon früh von dem Nuzellusgewebe zu unterscheiden. Sie liegt, wie die Abb. 44 zeigt, von einer einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben, auf einer kleinen Erhöhung. Erst im Verlaufe der weiteren Entwicklung wachsen die Integumente seitlich heran und schließen sich über der Embryosackanlage zur Mikropyle.

Eine Deckzelle wird nicht abgegeben, vielmehr geht die Archesporzelle, die in jeder Samenanlage nur in der Einzahl vorhanden ist, direkt in die Embryosackmutterzelle über. Diese wächst sehr stark in die Länge und schreitet dann zur Reduktionsteilung. Nach der heterotypischen Teilung wird von den Spindelfasern ein Phragmoplast angelegt, der zur Zellwandbildung führt, wie die Abb. 46 und 47 zeigen. Durch die sich sofort anschließende homöotypische Teilung werden die vier Makrosporen gebildet. Sie liegen in einer Reihe und sind zunächst gleich groß, doch läßt sich bald ein stärkeres Wachstum der chalazal gelegenen feststellen. Diese liefert durch drei kurz aufeinanderfolgende Teilungsschritte den Embryosack, während die drei anderen Makrosporen degenerieren.

Die Abb. 48 zeigt den zweikernigen Embryosack, am mikropylaren Ende erkennt man den Rest der degenerierten Makrosporen. Auch die Nuzellusepidermis hat sich schon aufgelöst, so daß der Embryosack unmittelbar von der als Tapetum umgewandelten inneren Schicht des Integuments umgeben ist. Die Tapetenzellen sind in radialer Richtung in die Länge gestreckt. Sie bleiben im Gegensatz zu den echten Tapetenzellen der Antheren einkernig. Der Embryosack wird durch regelmäßige Kernteilung vier- und weiterhin achtkernig. Sein unteres Ende wächst weit in die Chalaza hinein.

Die Abb. 49 zeigt den jungen, fast reifen Embryosack. Der Eiapparat zeigt nichts Besonderes. Die Polkerne liegen noch weit voneinander getrennt, nur dünne Plasmastreifen, die am Rand der großen zwischen ihnen liegenden Vakuole entlang laufen, verbinden sie. Im chalazalen Teil des Embryosackes liegen die drei Antipoden in einer Reihe untereinander. Ihr weiteres Verhalten verdient besondere Beachtung. Sie teilen sich auf mitotischem Wege; den Kernteilungen folgen Wandbildungen, so daß die Zahl der Antipodenzellen vermehrt wird. Es scheinen dabei aus jeder ursprünglichen Antipodenzelle vier Zellen hervorzugehen. Der reife Embryosack zeigt 12 bald degenerierende Antipodenzellen (Mikrophot. 2).

Die Endospermbildung erfolgt nuklear; die freien Kerne liegen in einem dünnen Plasmastreifen längs der Wand des Embryosackes. In der Umgebung des Embryos kommt es sekundär zu Zellwandbildungen.

4. Centaurea cyanus.

Nach Abschluß der somatischen Teilungen im männlichen Archespor ist das Innere des Antherenfaches mit einer größeren Zahl Längsreihen von Pollenmutterzellen angefüllt, die einen zusammenhängenden Gewebekomplex bilden. Das Plasma der Pollenmutterzellen ist gleichmäßig feinkörnig, der in der Mitte liegende Kern zeichnet sich durch seine Größe aus. Das Tapetum besteht aus einer zusammenhängenden Zellschicht, die das sporogene Gewebe lückenlos umgibt.

Das Stadium der Synapsis zeigt keine Sonderheiten. Das Fadenknäuel des Chromatins liegt auf der Höhe der Synapsis dem großen stark gefärbten Nukleolus eng an. Die Pollenmutterzellen liegen noch dicht geschlossen, doch schon während der Diakinese tritt eine starke Auflockerung ein. Durch Wachstum der Antheren ist der Innenraum vergrößert, die einzelnen Zellen haben sich voneinander gelöst und runden sich mehr und mehr ab. Alle Pollenmutterzellen eines Antherenfaches treten ziemlich zur gleichen Zeit in die Diakinese ein. Haben sich die Chromatinfäden zu den Gemini zusammengelegt und verdickt, so bilden sie runde Körper von verschiedener Größe und starker Tinktionsfähigkeit. Sie lassen sich zu diesem Zeitpunkt am besten zählen. Die von Poddubnaja 1927 angegebene Haploidzahl 12 für Centaurea cyanus konnte bestätigt werden.

Eine Längsspaltung der Gemini ist in diesem Stadium nicht mehr wahrnehmbar, der Nukleolus ist noch gut erhalten. Während das Zytoplasma noch zur Zeit der Synapsis ein feinkörniges gleichmäßiges Aussehen zeigt, bildet es in der Diakinese eine gröbere, stärker gefärbte schaumige Masse und bleibt in diesem Zustand während der ganzen Meiosis.

Das Stadium der Diakinese dauert nur kurze Zeit, da sich sehr rasch unter vollständigem Schwinden der Kernmembran und des Kernkörperchens die bipolare Spindel ausbildet. Die weitere heterotypische Teilung verläuft regelmäßig, sie findet ihren Abschluß in der Interkinese. Die beiden Tochterkerne lassen die Chromosomen deutlich erkennen, da kein Ruhekern gebildet wird, doch gelingt ihre Zählung nur schwer infolge ihrer Kleinheit.

Die homöotypische Teilung scheint der heterotypischen schnell zu folgen, da häufig in derselben Anthere Pollenmutterzellen in beiden Stadien angetroffen wurden. In der Metaphase der homöotypischen Teilung verlaufen die beiden Spindelfiguren in den meisten Fällen parallel oder doch fast parallel (Abb. 55), nur in seltenen Fällen kreuzen sie sich (Abb. 56).

Es folgt jetzt die Trennung der vier Tochterzellen voneinander, die nach dem simultanen Furchungstyp vor sich geht. Durch die vom

Rand her gleichmäßig nach innen vordringenden Einschnürungen werden die jungen Pollenkörner voneinander gelöst, doch bleiben sie noch einige Zeit bis zu ihrer vollständigen Abrundung von der Membran der Pollenmutterzellen umgeben. Zur Zeit des Periplasmodiums bildet das Pollenkorn, das inzwischen stark gewachsen ist, die Exine aus; sie besteht zunächst aus drei, später aus zwei Schichten. Das reife Pollenkorn ist dreikernig, die beiden Spermakerne haben eine langgestreckte, leicht gebogene Form.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration beginnt mit der Differenzierung des einzelligen Archespors in der unitegminaten, tenuinuzellaten Samenanlage. Die Archesporzelle geht ohne Abgabe einer Deckzelle in die Embryosackmutterzelle über, die sich von der sie rings umgebenden Nuzellusepidermis früh durch Größe und Plasmareichtum unterscheidet. Nach sehr starkem Wachstum tritt sie in die Reduktionsteilung ein, die vier zunächst gleich große, regelmäßig gebaute Makrosporen liefert. Von ihnen degenerieren drei; die Degeneration beginnt bei der an der Mikropyle gelegenen Zelle und schreitet zur Chalaza hin fort. Gleichzeitig vergrößert sich die chalazale Makrospore stark, weniger auf Kosten des Raumes, der von den drei degenerierenden Makrosporen eingenommen wird, als durch ein Vordringen in den chalazalen Teil der Samenanlage. Der Weg hierzu wird frei durch die Auflösung der Nuzellusepidermis, die zu diesem Zeitpunkt einsetzt.

Die durch den ersten Teilungsschritt der chalazalen Makrospore gebildeten Tochterkerne entfernen sich nach dem Verschwinden der Spindelfasern sehr schnell voneinander, indem zwischen ihnen eine große Vakuole ausgebildet wird. Den zweiten Teilungsschritt im Embryosack zeigt die Abb. 62. Der obere Kern befindet sich in Metaphase, der untere bereits in Telephase. Beide Spindeln sind zur Achse des Embryosackes etwa um den gleichen Winkel geneigt. Zwischen ihnen ist eine große Vakuole ausgebildet, außerdem lassen sich mehrere kleine Vakuolen besonders im unteren Teil des Embryosackes erkennen. Die Zellen der Nuzellusepidermis sind bis auf wenige Zellreste degeneriert, an der Chalaza sind sie bereits ganz geschwunden. Den Schutz des Embryosackes hat stattdessen die innerste Zellschicht des Integuments übernommen, die zum Tapetum ausgebildet ist. Ihre Zellen zeigen eine starke radiale Längsstreckung, sie umgeben lückenlos den Embryosack; nur an der Mikropyle und der Chalaza geben sie ihm unmittelbaren Zutritt zu dem umgebenden Gewebe.

Der durch den dritten Teilungsschritt gebildete achtkernige Embryosack ist normal gebaut. Die beiden Synergiden zeigen langgestreckte Form. Die Verschmelzung der Polkerne erfolgt etwa in der Mitte des Embryosackes, doch nähert sich der durch die Verschmelzung

gebildete sekundäre Embryosackkern stark der Eizelle, wo er bis zum Eintritt der Befruchtung von Plasmastreifen gehalten liegen bleibt. Die drei Antipodenzellen bleiben einkernig, sie degenerieren schon vor Eintritt der Befruchtung, wie die Abb. 65 zeigt. Die unterste Antipode ist am größten ausgebildet, sie liegt allein, während die beiden anderen nebeneinander angeordnet sind.

Nach der Befruchtung wird das Endosperm zunächst nach dem nuklearen Typ angelegt; die freien Endospermkerne liegen in einer dünnen Plasmaschicht als einreihiger Wandbelag der Wand des Embryosackes an. Später setzt im mikropylaren Teil des Embryosackes sekundäre Wandbildung ein.

5. Centaurea montana.

Die Pollenmutterzellen werden in mehreren Zellreihen angelegt. Schon vor der Synapsis zeichnen sie sich durch besondere Größe aus. Während der Synapsis liegt das sehr dichte Chromatinknäuel zwischen der Kernwand und dem stark gefärbten, etwas exzentrisch gelegenen Nukleolus. Bemerkenswert ist, daß sich hier schon auf dem Höhepunkt der Synapsis die Pollenmutterzellen weitgehend voneinander gelöst haben, was bei anderen Centaurea-Arten erst bei der Diakinese beobachtet werden konnte. Die Tapetenzellen zeigen das gewohnte Bild, sie umgeben in einreihiger, lückenloser Schicht das Antherenfach. Ihre Kerne haben sich zur Zeit der Synapsis bereits mehrfach geteilt. Die Produkte aus zuweilen vorkommenden Kernverschmelzungen zeigen bei erneuten mitotischen Teilungen entsprechend große Teilungsfiguren. Infolge der hohen Chromosomenzahl laufen die Spindelfasern an den Polen nicht mehr in einem Punkt zusammen, sondern verlaufen fast parallel (Abb. 67).

In der Diakinese haben sich die Chromatinfäden zu einzelnen stark tingierten Gemini kontrahiert. Sie sind längs gestreckt oder rundlich und meist nur von kleiner Gestalt. Ihre Zahl beträgt 12. Metaphase und Anaphase der heterotypischen Teilung zeigen die Abb. 69 und 70. Die Chromosomen sind hier verhältnismäßig groß ausgebildet, doch gelang eine Feststellung ihrer Zahl in diesem Stadium nicht mehr, da sie sich in den Figuren vielfach überdeckten. Dagegen gelang es in der Interkinese, die Chromosomenplatte in einigen Präparaten zu zählen. Hierbei wurde wiederum die Haploidzahl 12 gefunden.

Ein Phragmoplast wird bei der Interkinese nicht angelegt, vielmehr schließt sich sofort die homöotypische Teilung an, ohne daß es zur Ausbildung einer Zellwand gekommen ist. Die beiden Spindeln dieser Teilung verlaufen in der Regel parallel, seltener gekreuzt. Sind die vier Tochterkerne gebildet, so setzt nach dem Verschwinden der Spindel-

fasern die Ausbildung der Tetradenzellen ein, die nach dem simultanen Furchungstyp vor sich geht. Von der Wand der Pollenmutterzelle her dringen Einschnürungen nach innen hin vor, bis sie sich in kurzer Zeit in der Mitte treffen. Auf diese Weise wird um jeden Kern eine gleichgroße Menge von Zytoplasma abgeschnürt. Jetzt setzt die Degeneration der Pollenmutterzellwand ein, sie verschleimt und läßt sich nicht mehr färben. Nach dem Abrunden der vier jungen Pollen ist sie meist ganz verschwunden.

Die jungen Pollenkörner beginnen nach dem Lösen aus dem Tetradenverband zunächst stark zu wachsen und umgeben sich dann mit einer sehr mächtigen, dreischichtigen Exine, wobei für den Austritt des Pollenschlauches drei Öffnungen ausgebildet werden.

Zu diesem Zeitpunkt beginnt der Eintritt des Periplasmodiums. In den einzelnen Zellen des Tapetums fließen die Kernmassen zu einem einzigen plasmareichen Gebilde zusammen, das stets eine größere Zahl von Nukleolen in der Nähe der Kernwand gelagert zeigt und teilweise zu riesiger Größe heranwächst. Darauf lösen sich die Tapetenzellmembranen und das gesamte Plasma fließt zu einem Periplasmodium zusammen. Dies dringt von allen Seiten nach der Mitte des Antherenfaches vor und kommt dabei mit den Pollenkörnern in enge Berührung. Es setzt jetzt die allmähliche Degeneration des Periplasmodiums ein. Das Plasma zeigt ein gröberes schaumiges Aussehen. Es zerfällt in einzelne Flocken und schwindet langsam, indem es von den Pollenkörnern aufgenommen wird. Nach der fertigen Ausbildung des Pollens sind die letzten Reste geschwunden.

Die erste Teilung im Pollenkorn geht noch im Vakuolenstadium vor sich, während der Kern in einem Plasmastreifen der Wand anliegt. Nach dem Auffüllen der zentralen Vakuole kommt es zur Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative und zur Teilung des generativen Kernes. Die beiden aus dieser Teilung resultierenden Spermakerne konnten besonders gut in frischem Material durch Färbung mit Karmin-Essigsäure nachgewiesen werden. Ihre Gestalt ist spindelförmig mit stark zugespitzten Enden, das Chromatingerüst ist sehr fein, engnetzig. Während das Pollenkorn im Querschnitt etwa die Form eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken zeigt, ist sein Längsbild elliptisch. Die Exine zeigt die übliche stäbchenförmige Struktur, die nach außen von einer körnigen, dichter gefärbten Schicht umgrenzt ist.

Bei der Beschreibung der weiblichen Haploidgeneration beginne ich mit der Ausbildung der Embryosackmutterzelle in der tenuinuzellaten, unitegminaten Samenanlage. Das Archespor ist einzellig, eine Deckzelle wird nicht abgegeben. Bis zur Zeit der Synapsis der Embryosackmutterzelle ragt der Nuzellus über die seitliche Anlage des Integuments heraus; dann ist dies so weit gewachsen, daß es sich über dem Nuzellus schließt und nur der schmale Kanal der Mikropyle freibleibt.

Die Makrosporenmutterzelle zeichnet sich früh durch ihre Größe vor dem Nuzellusgewebe aus. Durch die allotypischen Teilungen bildet sie die vier Makrosporen, die den von ihr bisher eingenommenen Raum ohne merkliche Vergrößerung ausfüllen. Die Makrosporen liegen in einer Reihe untereinander, die chalazale zeigt schon früh eine stärkere Entwicklung als die drei anderen. Alle vier Makrosporen lassen große Vakuolen erkennen. Der von einer Plasmaschicht umgebene Kern liegt in der Mitte der Zelle, er hat nur durch einige Plasmabrücken Verbindung zur Zellwand. Die Degeneration dreier Makrosporen setzt in der Weise ein, daß die mikropylar gelegene zu degenerieren beginnt; ihr folgen bald die zweite und dritte. Während der Degeneration zeigen sie ein unregelmäßig geformtes Aussehen und starke Hypertrophie. Erst nach dem vollständigen Schwinden ihrer Reste vollzieht die chalazale Makrospore den ersten Teilungsschritt, der den zweikernigen Embryosack liefert.

Während dieser Zeit lösen sich die Zellen der Nuzellusepidermis voneinander und kollabieren. Von ihrem Zellinhalt erkennt man meist nur noch eine homogen gefärbte Masse, ein Zellkern ist nicht mehr zu unterscheiden. Schließlich sind die Zellen nur noch als langgestreckte, hypertrophe Gebilde zu sehen, die in kurzer Zeit ganz schwinden. Inzwischen hat sich die innerste Schicht des Integuments zu einem Tapetum entwickelt. Die einzelnen Zellen haben ein sehr charakteristisches Aussehen, das sie von den normalen, isodiametrischen Integumentzellen deutlich unterscheidet. Sie sind plasmareich geworden und in radialer Richtung stark in die Länge gestreckt.

Die Abb. 80 zeigt das Stadium des vierkernigen Embryosackes; die Tochterkernpaare liegen nebeneinander, das eine Paar befindet sich am mikropylaren, das andere am chalazalen Ende des Embryosackes. Den Hauptraum nimmt die dazwischen liegende große Vakuole ein. Zwischen Tapetum und Embryosack liegen noch besonders an der Chalaza die Reste der degenerierenden Nuzellusepidermis.

Während der Zellteilungsschritte, die zur Ausbildung des Embryosackes führen, wächst die ganze Samenanlage stark in der Längsrichtung und erhält dadurch eine langgestreckte Gestalt. Die Abb. 81 gibt den zur Befruchtung reifen Embryosack wieder. Um Ei- und Synergidenkerne hat Zellwandbildung stattgefunden. Während die Synergiden gestreckte Gestalt zeigen und ihre Kerne nur undeutlich zu erkennen sind, fällt die Eizelle durch ihre Breite und den großen am unteren Ende liegenden Kern auf. Der Plasmainhalt der drei Zellen ist gleichmäßig dicht und dunkel gefärbt. Etwa in der Mitte des Embryosackes liegt der sehr stark tingierte, von einer größeren Plasmamasse umgebene sekundäre Embryosackkern, der durch Verschmelzen der beiden Polkerne gebildet ist. Diese Verschmelzung findet schon vor dem

Eindringen der Spermakerne statt. Von den drei zunächst einkernigen Antipoden ist die eine zu unterst gelagert, die beiden anderen liegen nebeneinander darüber. Ihre Degeneration tritt sehr früh ein, nur die chalazal gelegene scheint sich etwas länger zu halten, wie die Abb. 81 und 82 zeigen. Gleichzeitig läßt die Abb. 82 in der einen Antipode eine Kernteilung erkennen, und zwar handelt es sich hier offensichtlich um eine Amitose, wie die unregelmäßig lappige Gestalt des Kernes und die in seiner Mitte stattfindende Einschnürung erkennen lassen.

6. Centaurea rupestris.

Das erste bemerkenswerte Stadium in der Entwicklung der männlichen Haploidgeneration bildet die Synapsis. Sie zeigt die Pollenmutterzellen in einem dicht gelagerten mehrschichtigen Gewebe; ihr Plasma ist gleichmäßig feinkörnig. In dem durch seine Größe auffallenden Kern befindet sich der stets in der Einzahl vorhandene Nukleolus, dem das Chromatin in dichten Fadenschlingen anliegt. In diesem Stadium verharrt die Pollenmutterzelle längere Zeit, während die anderen Stadien der allotypischen Teilungen sehr rasch aufeinander folgen, was daraus geschlossen werden kann, daß sich ihre Bilder verhältnismäßig selten fanden. Die sich anschließende Diakinese läßt auf ihrem Höhepunkt die Gemini als rundliche oder schwach gestreckte, stark tingierte Körperchen erkennen, die in unregelmäßiger Anordnung den großen, noch deutlich zu erkennenden Nukleolus umgeben. In diesem Stadium konnte für Centaurea rupestris die Haploidzahl 12 festgestellt werden.

In denselben Antherenfächern, die die Pollenmutterzellen in Diakinese zeigen, finden sich meist auch solche im Stadium der sich unmittelbar anschließenden Metaphase. Die Kernmembran ist jetzt vollständig verschwunden, es haben sich außerhalb des Kernes im Zytoplasma die Spindelfasern herausgebildet, die sich zu einer erst multipolaren, dann bipolaren Spindel ordnen. Die fädige Struktur der Spindelfasern hebt sich dabei deutlich von dem schaumig strukturierten Plasma ab (Abb. 85). Das folgende Bild zeigt die Telophase der heterotypischen Teilung. Die Zentralspindelfasern treten deutlich hervor, ohne daß es jedoch zur Anlage eines Phragmoplasten und damit zur Zellwandbildung kommt. Nach dem Auflösen der Spindelfasern vollzieht sich an den ersten Teilungsschritt unmittelbar anschließend die homöotypische Teilung. Die beiden Teilungsspindeln verlaufen in der Regel etwa parallel, doch wurden auch einzelne Teilungsfiguren mit gekreuzt stehenden Spindeln beobachtet.

Sind die vier Tochterkerne ausgebildet, so beginnt ihre Loslösung aus dem Tetradenverband, die nach dem simultanen Furchungstyp er-

folgt. Am Rand der Pollenmutterzelle bemerkt man an vier Stellen gleichzeitig Einschnürungen, die in zentripetaler Richtung vordringen und etwa zu gleicher Zeit die Mitte erreichen. Auf diese Weise werden vier gleichgroße Zellen gebildet; sie bleiben noch kurze Zeit von der Wand der Pollenmutterzelle umgeben, bis sie durch deren Auflösung frei werden. Die jungen Pollenkörner zeigen jetzt eine Periode starken Größenwachstums, die bis zur Ausbildung der Exine anhält. Bei der ersten Teilung des Kernes befindet sich im Pollenkorn noch eine große Vakuole, die erst allmählich durch Aufnahme von Zytoplasma während des Periplasmodiums der Tapetenzellen aufgefüllt wird. Die beiden Teilungen im Pollenkorn verlaufen normal, die zwei Spermakerne im reifen Pollenkorn zeigen eine langgestreckte, an den Enden spitz zulaufende Form. Sie sind besonders im Karmin-Essigsäure-Präparat gut zu erkennen.

Die Degeneration der Tapetenzellen beginnt während der Tetradenteilung der Pollenkörner. Die Kerne einer Zelle verschmelzen zu einem großen stark gefärbten Gebilde und fließen bei der Auflösung der Zellwände in das Innere des Antherenfaches. Es kommt dabei nicht zur lückenlosen Ausfüllung des Raumes zwischen den Pollenkörnern, doch kommen die einzelnen Pollenkörner, die inzwischen eine Exine ausgebildet haben, mit dem Periplasmodium in Berührung, so daß sie in der Lage sind, durch die unverdickten Austrittsstellen des Pollenschlauches in der Exine das Plasma aufzunehmen.

Die Entwicklung des weiblichen Haplonten zeigt die Anlage einer einzigen Archesporzelle, die ohne Abgabe einer Deckzelle in die Embryosackmutterzelle übergeht. Nach einer starken Größenzunahme beginnt sie die meiotischen Teilungen, von denen ich als erstes Bild das Stadium der Diakinese zeige (Abb. 91). Der Zellkern liegt in der Mitte des stark vakuolisierten Plasmas, seine Kernmembran ist bereits aufgelöst. Der Nukleolus, der noch während der Synapsis durch seine Größe und starke Färbbarkeit auffällt, ist nur noch schwach gefärbt. Um ihn herum liegen die kleinen, fast runden Gemini. Ihre Zahl beträgt 12. Während sich in der Metaphase die Spindelfasern ausbilden, schwindet das Plasma noch weiter, so daß schließlich nur noch die Pole der Spindelfigur von Plasma umgeben sind.

Nach der Telophase im Stadium der Dyade bilden die Spindelfasern einen Phragmoplasten, im Anschluß daran kommt es zur Zellwandbildung, wie die Abb. 93 zeigt. Die homöotypische Teilung verläuft normal, von den beiden Spindeln steht die untere zur Längsrichtung der Samenanlage verhältnismäßig stark geneigt, doch werden die vier Makrosporen in einer Reihe angelegt.

Von ihnen entwickelt sich stets die an der Chalaza gelegene zum Embryosack, während die drei anderen frühzeitig degenerieren. Die

Degeneration beginnt bei der mikropylaren Makrospore und schreitet dann zur Chalaza hin fort. Zuweilen kann auch beobachtet werden, daß die zweite Makrospore längere Zeit hindurch erhalten bleibt, doch kommt eine besondere Bedeutung diesem Verhalten nicht zu, da es nicht zu einer Weiterentwicklung dieser Makrospore kommt.

Die drei Teilungsschritte, die zur Ausbildung des Embryosackes führen, verlaufen normal. Charakteristisch für den vierkernigen Embryosack ist, daß seine Kerne in einer Reihe untereinander angeordnet sind, was ohne Zweifel mit der starken Längsstreckung des Embryosackes zusammenhängt. In diesem Stadium findet man noch häufig Reste der degenerierten Nuzellusepidermis, besonders an der Mikropyle, wo sie am längsten erhalten bleibt. Aus der innersten Zellschicht des Integuments ist inzwischen ein Tapetum entwickelt, das aus einer einreihigen Schicht gleichmäßig lang gestreckter Zellen besteht. Der reife Embryosack ist normal gestaltet, er besitzt drei einkernige Antipodenzellen, die untereinander angeordnet sind. Schon vor der Befruchtung sind sie stark hypertrophiert, später degenerieren sie schnell.

Ein Stadium der Endospermentwicklung zeigt die Abb. 98. Die Entwicklung des Embryos ist bereits weit fortgeschritten, die oberste Suspensorzelle zeigt eine starke Größenzunahme. Das Endosperm umkleidet in einreihiger Schicht die Wand des Embryosackes. Es wird zunächst nuklear angelegt, doch werden in der weiteren Entwicklung besonders in der Umgebung des Embryos Zellwände gebildet. Die Abbildung läßt verschiedene Phasen von Kernteilungen in diesen Zellen erkennen.

7. Centaurea nigrescens.

Die Reifeteilung der Pollenmutterzellen zeigt als erstes bemerkenswertes Stadium die Synapsis. Die ist auch hier dadurch gekennzeichnet, daß stets nur ein Kernkörperchen ausgebildet wird, dem die Schlingen des Chromatinfadens dicht anliegen. Die einzelnen Pollenmutterzellen liegen zu dieser Zeit noch in festem Zellverband, erst während der Diakinese lösen sie sich voneinander unter gleichzeitiger Abrundung. Das Plasma ist dicht und frei von Vakuolen. Der Zellkern hat sich während der Synapsis auf Kosten des Zytoplasmas stark vergrößert, seine feste Umgrenzung schwindet beim Eintritt in die Diakinese, nachdem sie schon gegen Ende der Synapsis nur noch schwach gefärbt war. In der Diakinese lassen sich die Chromosomen zunächst in paarweiser Anordnung erkennen, später verkürzen sie sich wesentlich, werden dicker und zeigen dann ein gleichmäßig rundes oder schwach längs gestrecktes Aussehen. Da sie gleichzeitig eine sehr intensive Färbung annehmen, ist dieses Stadium für ihre Zählung am geeignetsten. Auch für Centaurea nigrescens konnte ich die Haploidzahl

12 feststellen. Im Zytoplasma innerhalb des Kernes bildet sich die zunächst multipolare Spindel für die Reduktionsteilung aus, die jedoch sehr bald in die bipolare übergeht.

Im weiteren Verlauf der Kernteilung wandern die Chromosomen an die Pole der Spindel und bilden hier die zwei Tochterkerne, ohne daß es jedoch zu einem Ruhestadium kommt und ohne daß zwischen beiden eine Wand ausgebildet wird. Es schließt sich nunmehr die homöotypische Teilung an. Die längs gespaltenen Chromosomen werden wieder auf zwei Tochterkerne verteilt. Die beiden Spindeln verlaufen in der Regel parallel, nur selten konnte eine gekreuzte Lage beobachtet werden. Sind auf diese Weise vier Kerne gebildet, so setzt ihre Trennung ein, die nach dem simultanen Furchungstyp erfolgt. Durch allmähliche Verschleimung und Auflösung der Wand der Pollenmutterzelle werden die jungen Pollenkörner frei. Sie wachsen sehr rasch und umgeben sich gleichzeitig mit einer Exine. Diese ist an drei Stellen unterbrochen, den späteren Austrittsstellen des Pollenschlauches. Der Kern im Pollen teilt sich unter Abgabe der uhrglasförmigen generativen Zelle. Diese bildet nach dem Einwandern in die große vegetative Zelle durch einen zweiten Teilungsschritt die beiden Spermakerne aus. Sie zeigen ein wurmartig gestrecktes Aussehen. In einem Fall konnte auch die Ausbildung von Zwergpollen beobachtet werden, wie die Abb. 103 zeigt.

Die weibliche Haploidgeneration von Centaurea nigrescens zeigt in der tenuinuzellaten, unitegminaten Samenanlage ein einzelliges Archespor. Diese subepidermal gelegene Zelle geht ohne Abgabe einer Deckzelle in die Embryosackmutterzelle über. Sie vergrößert sich stark, indem sie die nach innen zu gelegenen Zellen zurückdrängt. Die ihr zunächstliegende Zellschicht des Nuzellusgewebes wird schon früh zu einer Epidermis umgebildet, die die Embryosackmutterzelle in einer einreihigen Schicht umgibt. Sie zeichnet sich durch ihre regelmäßige Lage, ihre großen Kerne und das stärker gefärbte Plasma vor dem übrigen Nuzellusgewebe aus.

Hat die Embryosackmutterzelle ihre definitive Größe erreicht, so beginnt sie die allotypischen Teilungen. Ihr Verlauf ist normal; nach dem ersten Teilungsschritt wird eine Querwand gebildet. Die zweite Teilung verläuft in den beiden Tochterzellen gleichzeitig, die Abb. 106 läßt die beiden Zellkerne im Stadium der Metaphase erkennen. Die vier auf diese Weise gebildeten Makrosporen liegen in einer Reihe. Die chalazale zeichnet sich schon früh durch besondere Größe aus, sie liefert stets den Embryosack, während die drei anderen mit der mikropylaren beginnend degenerieren. Der Zeitpunkt, an dem die Degeneration der Nuzellusepidermis beginnt, schwankt. Zuweilen setzt sie schon ein, während die vier Makrosporen noch gleich weit ausgebildet sind,

teilweise ist die Epidermis im Stadium des zweikernigen Embryosackes noch vollkommen erhalten, wie die Abb. 109 zeigt. Die Ausbildung der innersten Zellschicht des Integuments zum Tapetum ist nach der Bildung der vier Makrosporen bereits vollzogen. Die Tapetenzellen zeigen eine stark radiale Längsstreckung; sie umgeben in lückenloser Schicht die Seitenwände des Embryosackes, so daß dieser nur an Mikropyle und Chalaza direkte Berührung mit dem umliegenden Gewebe hat.

Der erste Teilungsschritt der innersten Makrospore liefert den zweikernigen Embryosack. Sein Plasma zeigt, wie die Abb. 109 erkennen läßt, mehrere Vakuolen, die sich später zu einer großen zentral gelegenen vereinen. Infolge beginnender Streckung des Embryosackes in die chalazale Region hinein liegen die beiden Kerne an diesem Ende untereinander, während sie an der Mikropyle nebeneinander liegen. Durch einen weiteren Teilungsschritt wird der achtkernige Embryosack gebildet. Seine Kerne ordnen sich in normaler Weise und umgeben sich mit Zellwänden. Die Abb. 111 zeigt den zur Befruchtung reifen Embryosack. Die Synergiden sind stark in die Länge gestreckt, die Eizelle liegt dicht unter ihnen. Die beiden Polkerne sind bereits zum sekundären Embryosackkern verschmolzen, der sich in einer Plasmamasse dicht unterhalb der Eizelle befindet und durch sein großes, stark gefärbtes Kernkörperchen auffällt.

Das Stadium der soeben eingetretenen Befruchtung zeigt die nächste Abbildung. Man erkennt an der linken Seite den durch die Mikropyle eingetretenen Pollenschlauch, der durch seine starke Färbung die eine Synergide vollkommen verdeckt. Der eine der beiden Spermakerne ist U-förmig gebogen; er ist in die Eizelle eingedrungen und hat sich neben den Kern gelegt. Der andere, kommaförmige Spermakern steht im Begriff, mit dem sekundären Embryosackkern zu verschmelzen. Die Antipoden beginnen zu degenerieren, wie ihre starke Hypertrophie zeigt. Die Ausbildung des Endosperms nach der Befruchtung erfolgt zunächst wieder nuklear, später tritt sekundäre Zellwandbildung in der Nähe des Embryos auf, während im unteren Teil des Embryosackes die freien Endospermkerne in einer dünnen Plasmaschicht der Wand des Embryosackes anliegen.

Ein bemerkenswerter Sonderfall gelang an einem Präparat zur Beobachtung, das Vorkommen zweier Samenanlagen in einem Fruchtknoten. Die beiden Nuzelli befinden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien, wie die Abb. 113 erkennen läßt. In einem ist nach Degeneration der Nuzellusepidermis ein Embryosack bis zur Reife entwickelt, der zweite befindet sich im Stadium der Makrosporentetrade. Er ist noch von der gerade in Degeneration begriffenen Nuzellusepidermis umgeben. Es ist bemerkenswert, daß eine ähnliche Erscheinung von W. Braun 1929 bei Dipsacus fullonum und Scabiosa fumaroides beobachtet wurde.

8. Centaurea scabiosa.

Die Antherenfächer zeigen ein mehrschichtiges Gewebe von Pollenmutterzellen. Es ist von Tapetenzellen umgeben, die zur Zeit der Synapsis der Pollenmutterzellen bereits vierkernig geworden sind. Das Stadium der Synapsis zeigt ein dicht verschlungenes Fadenknäuel dem wandständigen, stark gefärbten Nukleolus eng anliegend. In der Diakinese differenzieren sich aus den Chromatinfäden 12 Gemini, die sich bald so stark verkürzen, daß sich eine Längsspaltung in Chromosomen nicht mehr erkennen läßt. Der Verlauf der allotypischen Teilungen erfolgt normal. Die Wandbildung in der Pollentetrade erfolgt nach dem simultanen Furchungstyp; nach der homöotypischen Teilung beginnt an der Peripherie eine zentripetal fortschreitende Einschnürung, die um jeden der vier Kerne eine etwa gleichgroße Plasmamenge abschnürt. Die Wand der Pollenmutterzelle umgibt noch einige Zeit die jungen Pollenkörner, verschleimt dann allmählich und gibt so die Pollen frei.

Zu diesem Zeitpunkt lösen sich die Wände der Tapetenzellen, ihr Protoplast fließt in das Innere des Antherenfaches und legt sich als Periplasmodium um die einzelnen Pollenkörner. Diese nehmen das Plasma auf und zeigen dabei ein sehr rasches Wachstum. Sie umgeben sich mit einer gut ausgebildeten Exine, und die zunächst im Inneren angelegte Vakuole füllt sich langsam wieder mit Plasma. Noch im Vakuolenstadium teilt sich der Kern und liefert die generative und vegetative Zelle. Die zunächst angelegte Wand zwischen den Tochterkernen verschwindet bald wieder, und der Kern der generativen Zelle wandert in das Plasma der vegetativen ein. Hier teilt er sich wiederum und bildet die beiden Spermakerne. Diese sind von spindelförmiger, leicht gekrümmter Gestalt, besonders die Karmin-Essigsäurefärbung läßt sie gut erkennen.

Der Fruchtknoten zeigt in der tenuinuzellaten, unitegminaten Samenanlage ein einzelliges Archespor. Die Pollenmutterzelle zeichnet sich schon früh durch ihre Größe aus, sie ist von einer einreihigen Nuzellusepidermis umgeben. Die Abb. 120 zeigt den Kern etwa im Strepsinemastadium kurz vor der Diakinese. Das Fadenknäuel der Synapsis hat sich bereits aufgelöst, die Chromosomenpaare liegen gekreuzt oder parallel nebeneinander. Der Nukleolus ist noch erhalten, doch zeigt er bereits Zeichen beginnender Degeneration. Im Plasma rings um den Kern beginnt sich die fädige Struktur der zunächst mehrpoligen Spindel abzuzeichnen.

Von den durch die allotypischen Teilungen gebildeten vier Makrosporen entwickelt sich die chalazale zum Embryosack, während die drei anderen degenerieren. Die drei Teilungsschritte, die zur Aus-

bildung des achtkernigen Embryosackes führen, verlaufen normal. Dieser selbst zeigt ebenfalls das gewohnte Bild. Er ist verhältnismäßig wenig in die Länge gestreckt, an der Mikropyle liegen die beiden kleinen Synergidenzellen, darunter die Eizelle. Die beiden Polkerne befinden sich in einem Plasmastreifen in der Mitte des Embryosackes, sie verschmelzen erst kurz vor der Befruchtung miteinander. An der Chalaza liegen die drei Antipoden, sie bleiben einkernig. Nach der Befruchtung sind sie noch einige Zeit sichtbar, doch deutet ihre starke Hypertrophie schon auf eine Degeneration hin. Das Endosperm wird zunächst nuklear angelegt, später kommt es im mikropylaren Teil des Embryosackes rings um den Embryo herum zur Ausbildung von Zellwänden, wie die Abb. 125 zeigt. Im unteren Teil des Embryosackes liegen die freien Endospermkerne von einer dünnen Plasmaschicht umgeben der Wand an.

9. Centaurea Hoffmanniana.

Als erstes Stadium bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen wurde die Synapsis beobachtet. Es ist dabei in jedem Kern nur ein einziges Kernkörperchen vorhanden, dem der Chromatinfaden in dichten Schlingen anliegt. Zu Beginn der Diakinese sind die Gemini lang gestreckt, später verkürzen sie sich, doch läßt sich ihre Zusammensetzung aus zwei Einzelchromosomen noch gut erkennen, da diese entweder V-förmig oder parallel zueinander verlaufen. Die Zahl der Gemini beträgt 12. Während dieses Stadiums zeigen die Tapetenzellen meist zwei bis vier Kerne, die sich durch starke Färbbarkeit und eine größere Zahl von Nukleolen auszeichnen. Sie verändern sich zunächst nicht; in den Pollenmutterzellen vollzieht sich inzwischen die heterotypische und anschließend die homöotypische Teilung in normaler Weise. Die Trennung der Pollentetrade geht nach dem simultanen Furchungstyp vor sich. Zu diesem Zeitpunkt verschmelzen die Kerne der Tapetenzellen zu plasmareichen Gebilden, in denen sich nur noch die Nukleoli als stark gefärbte runde Körperchen abheben. Die Zellwände lösen sich auf, der Inhalt der Zellen fließt in das Antherenfach hinein und legt sich hier um die Pollenkörner zu einem Periplasmodium, wobei die Kerne bald ganz schwinden. Dabei wird das Plasma von den Pollenkörnern aufgenommen, was wahrscheinlich durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch geschieht. Der reife Pollen zeigt einen vegetativen Kern und zwei spindelartig gestreckte Spermakerne.

Aus der Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration waren in meinem Material nur die Anfangs- und Schlußstadien vorhanden.

Schnitte früher Stadien zeigen neben normalem einzelligen Archespor auch die Anlage zweier Embryosackmutterzellen, die entweder neben- oder hintereinander angeordnet sind (Abb. 131, Mikrophot. 4 und 5). Die Schlußstadien zeigten stets den normalen achtkernigen Embryosack, so daß die zweite Anlage wohl nicht zur Weiterentwicklung gelangt.

Auswertung der Ergebnisse.

Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich für die männliche und weibliche Haploidgeneration der Gattung Centaurea folgendes Bild.

Auf dem Querschnitt durch eine junge Anthere erkennt man vier Pollenfächer, die von der sich früh vom übrigen Randgewebe differenzierenden Tapetenschicht umgeben sind. Haben sich aus den Archesporzellen die Pollenmutterzellen durch somatische Teilungen gebildet, so beginnen sie mit der meiotischen Teilung. Ihr Zweck ist die Halbierung des Chromosomensatzes, ihr Ergebnis die Bildung von je vier Pollen aus einer Pollenmutterzelle. Das erste wichtige hier zu erwähnende Stadium ist die Synapsis. Sie zeigt bei allen untersuchten Arten den gleichen Verlauf. Aus dem Chromatin des Zellkernes differenzieren sich deutlich parallel laufende zarte Fädchen, die sich zusammenballen und schließlich ein dichtes Knäuel bilden. Auf dem Höhepunkt der Synapsis hat dieses Knäuel etwa den gleichen Umfang wie der runde noch gut erhaltene Nukleolus; es liegt in der Regel zwischen ihm und der Wand. Gerade wegen der starken Zusammenballung des Fadenknäuels ist die Synapsis früher teilweise als ein Artefakt der Fixierung angesehen, doch spricht ihr konstantes Auftreten sehr gegen diese Meinung. Im Stadium der Synapsis verharrt die Pollenmutterzelle längere Zeit, dann lockert sich das Fadenknäuel; die parallel laufenden Fäden verschmelzen vorübergehend miteinander. Die einzelnen Abschnitte des Chromatinfadens sind im Pachynema zunächst noch langgestreckt, auch teilweise miteinander verschlungen, so daß sich ihre Zahl noch nicht feststellen läßt. Einzelne Abschnitte lassen die Trennung in zwei parallele Fäden gut erkennen.

Die Pollenmutterzelle geht jetzt in das Stadium der Diakinese über, in dem die einzelnen Fäden sehr stark kontrahiert werden und so runde oder doch nur schwach gestreckte Gebilde liefern. Sie heißen Gemini und lassen im Anfang der Diakinese ihre Entstehung aus zwei Chromosomen noch durch eine Längsspaltung erkennen. Während des Höhepunkts der Diakinese bilden sie jedoch gleichmäßig stark tingierte Körper, die in unregelmäßiger Anordnung um den sie an Größe übertreffenden Nukleolus angeordnet sind. Die Zahl der Chromosomen

beträgt bei allen von mir untersuchten Centaurea-Arten 12. Sie weicht von den anderen bisher untersuchten Gattungen des Tribus der Cynareen ab, für die die Chromosomenzahlen 8 und 16 gefunden wurden. Multiplen der Haploidzahl 12, wie sie bei Bastardierungen innerhalb einer Gattung oder bei Parthenogenese zuweilen aufzutreten pflegen, gelangten nicht zur Beobachtung. Es scheint damit die Chromosomenzahl innerhalb der Gattung konstant zu sein, wenn nicht spätere Untersuchungen an anderen Arten abweichende Resultate liefern

Der Nukleolus, der im Kern der Pollenmutterzelle von Anfang an in Einzahl vorhanden ist, beginnt während der Diakinese sich aufzulösen, was an seiner geringeren Färbbarkeit erkannt werden kann. Er schwindet dann bald und ist schon im folgenden Stadium nicht mehr zu erkennen.

Während des Überganges von der Synapsis zur Diakinese zeigen auch die Zellen selbst eine Veränderung. Durch das starke Wachstum der Antheren lösen sie sich voneinander, die Zellwände runden sich, an den Ecken beginnend, mehr oder weniger ab. Zuweilen läßt sich auch beobachten, daß kleinere Komplexe von zwei oder drei Zellen noch längere Zeit miteinander verbunden bleiben und sich erst im späteren Verlauf der Reduktionsteilung voneinander lösen. Bei Centaurea montana konnte die Loslösung und Abrundung der Pollenmutterzellen regelmäßig bereits im Synapsisstadium beobachtet werden. Im Anschluß an die Diakinese differenziert sich aus dem Zytoplasma die Kernspindel, während die Kernmembran aufgelöst wird. Die Spindelfasern dringen in den Kern ein und erfassen die Gemini, die sich in der Äquatorebene zur Polplatte geordnet haben. Die Trennung der Gemini in Einzelchromosomen läßt sich bei der Seitenansicht der Teilungsfiguren nicht erkennen, erst zu Beginn der Anaphase, in der die Chromosomen zu den Polen gezogen werden, tritt sie deutlich in Erscheinung. Während der Wanderung nach den Polen vollzieht sich in jedem Segment eine zweite Längsspaltung, die beiden Hälften bleiben jedoch noch nebeneinander liegen.

Sind die Chromosomen an den Polen angelangt, so verlieren sie ihre Dichte und ihre scharfe Kontur etwas, doch gehen die Tochterkerne nicht in ein Ruhestadium über, so daß sich vielfach die Chromosomenzahl 12 auch in diesem Zustand noch feststellen läßt. Kernwände werden in diesem Stadium, das den Namen Interkinese führt, nicht ausgebildet, vielmehr schwinden die Zentralspindelfasern, ohne daß es zur Anlage eines Phragmoplasten und damit zur Zellwandbildung gekommen ist. Die sich nunmehr anschließende homöotypische Teilung verläuft normal, die Teilungsfiguren kreuzen sich entweder oder sie laufen parallel, doch ist der zweite Fall häufiger zu beobachten.

Sind durch den zweiten Teilungsschritt vier Kerne gebildet, so setzt die Tetradenteilung ein, die nach dem simultanen Furchungstyp vor sich geht. Zunächst sind in dem schaumig strukturierten Plasma zwischen den vier Kernen sekundär gebildete Spindelfasern zu sehen, doch kommt es an ihnen nicht zur Ausbildung von Phragmoplasten, vielmehr verschwinden sie bald, ohne an der Bildung der Zellwand beteiligt zu sein. Dagegen sieht man an vier tetraedrisch zueinander angeordneten Stellen das Plasma sich von der Zellwand lösen. An diesen vier Zellen erfolgen Einschnürungen, die zentripetal fortschreiten, bis sie sich in der Mitte treffen und so das Zellplasma in vier gleiche um die neugebildeten Kerne gruppierten Teile teilen. Dieser Typus der Tetradenteilung ist nach den bisherigen Untersuchungen für alle Kompositen charakteristisch. Wenn daher Tahara 1921 seine Verwunderung darüber ausdrückt, ihn bei Chrysanthemum und einigen anderen Gattungen der Kompositen gefunden zu haben, so muß dies auf Mißverstehen oder mangelnder Kenntnis der Literatur beruhen. Der Furchungstyp kann, wie Schürhoff 1926 ausführt, als Progression gewertet werden; und zwar hat der sukzedane gegenüber dem simultanen als primitiver zu gelten, so daß auch hierin die Kompositen den höchstentwickelten Typ vorstellen.

Auch nach ihrer vollständigen Trennung bleiben die vier Mikrosporen als Pollentetrade noch einige Zeit von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben. Dann verschleimt diese und entläßt die jungen einkernigen Pollenkörner. Diese zeigen zunächst ein starkes Membranwachstum, wodurch sie einen unregelmäßigen gefurchten Umriß bekommen. Darauf runden sie sich durch schnelles Wachstum ab, wobei im Innern eine große Vakuole ausgebildet wird. Noch bevor die definitive Größe erreicht ist, wird eine mächtige drei-, später zweischichtige Exine angelegt. Die mittlere am stärksten ausgebildete Stäbchenschicht wird nach innen und außen von einer granulierten Schicht begrenzt. Für den Austritt des Pollenschlauches werden in der Exine drei Öffnungen freigelassen.

Der Kern im Pollen teilt sich und gibt die Antheridiummutterzelle ab. Diese liegt zunächst uhrglasförmig der Wand an und wandert dann in das Zytoplasma des Pollenkornes ein. Sie verliert hier die sie zunächst umgebende Membran, so daß die Zytoplasten beider Zellen miteinander verschmelzen. Inzwischen ist auch die zentrale Vakuole geschwunden, so daß das ganze Innere des Pollenkorns mit Plasma angefüllt ist. Die beiden Kerne unterscheiden sich stark durch Größe und Form. Der generative ist kleiner als der vegetative, ebenso sein Nukleolus, auch ist er weniger stark gefärbt.

Noch vor der Keimung des Pollenschlauches teilt sich die Antheridiummutterzelle und liefert die beiden Spermakerne. Es gelang

mir nicht zu beobachten, ob dabei zunächst zwei Spermazellen gebildet werden, wie Poddubnaja auf Grund ihrer Beobachtungen an Echinops auch für Centaurea annimmt. Jedenfalls schwinden eventuell angelegte Zellwände und eigenes Plasma sehr bald, so daß das spezielle Plasma generativer Zellen bei der Befruchtung keine Rolle mehr spielen dürfte.

Die reifen Pollenkörner sind in der Längsansicht oval; im Querschnitt zeigen sie das Bild eines gleichseitigen Dreiecks mit mehr oder weniger gerundeten Ecken. An den Seiten heben sich deutlich die Austrittsstellen für den Pollenschlauch ab. Im Innern erkennt man neben dem großen vegetativen Kern, dessen Färbbarkeit mehr und mehr verblaßt, die beiden schmalen stark längsgestreckten Spermakerne. Sie sind zuweilen schwach sichelförmig gebogen, ihr Chromatingerüst ist fein netzartig, Nukleoli sind in ihnen nicht zu erkennen.

Eine Ausnahme von der normalen Pollenentwicklung konnte bei Centaurea nigrescens beobachtet werden, nämlich die Ausbildung von Zwergpollen. Wenn es sich hier um eine regelmäßig wiederkehrende Erscheinung handelte, so könnte daraus auf das Vorliegen eines Bastards geschlossen werden (Gates 1909). Da sie aber nur in den Präparaten eines Blütenköpfchens auftraten, so sind wohl äußere Faktoren als Ursache anzusehen.

Die Dreikernigkeit des reifen Pollens wird von Schürhoff 1926 als höchste Stufe einer besonderen Entwicklungseinrichtung gedeutet: „Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, stellte die Verlegung der Teilung des generativen Kerns in das Pollenkorn einen weiteren, bzw. letzten Schritt in der Richtung vor, die gesamte Ausbildung der Haploidgeneration auf der diploiden zu Ende zu führen. Es handelt sich also bei diesem Merkmal um das letzte Glied einer fortschreitenden Entwicklung.“ Die biologische Bedeutung dieser Entwicklung für die Pflanze dürfte darin zu suchen sein, daß die Kernteilung im Pollensack ohne Störung durch äußere Faktoren zu Ende geführt werden kann. Bemerkenswert ist auch, daß die Dreikernigkeit des Pollens bei den verschiedensten Familien anzutreffen ist, wobei es sich stets um Endglieder systematischer Entwicklungsreihen handelt.

Ich komme jetzt zur Beschreibung des Periplasmodiums, einer Erscheinung, die in der Regel zusammen mit der Progression des dreikernigen Pollens auftritt. Die Innenwand der Antherenfächer wird von den Tapetenzellen gebildet, die sich durch ihre Größe und ein dichteres Plasma vor den somatischen Zellen auszeichnen. Sie zeigen bei Centaurea meist schon während der Synapsis der Pollenmutterzelle vier Kerne, die jedoch oft miteinander verschmelzen. Die Verschmelzungsprodukte, tetraploide Kerne, führen eine weitere Teilung als Einheit aus, sie sind an ihren entsprechend großen Teilungsfiguren kenntlich. Das Periplasmodium beginnt mit einer Desorganisation der Kerne

in den Tapetenzellen zur Zeit der Tetradenteilung der Pollenkörner. Während der Ausbildung der Exine lösen sich die Zellwände und der Inhalt der Tapetenzellen wandert in den Raum zwischen den Pollenkörnern ein. Für die Kompositen sind zwei Typen von Periplasmodien beschrieben. Bei dem einen kommt es zu einer vollständigen Verschmelzung der Protoplasten miteinander, bei anderen behalten sie auch während der Degeneration ihre Selbständigkeit. Für die Gattung Centaurea konnte der erste Typ beobachtet werden. Mit dem Einwandern des Zellinhalts in das Innere des Antherenfaches beginnt auch die allmähliche Degeneration des Periplasmodiums. Das Plasma zerfällt in einzelne stärker vakuolisierte Flocken, die Kerne verkleinern sich und werden stärker färbbar. Das Periplasmodium hat wohl nach Übereinstimmung aller Zytologen ernährungsphysiologische Aufgaben für die Pollenkörner. Poddubnaja und andere Forscher nehmen an, daß es das Baumaterial für Wachstum und Differenzierung der Exine liefert. W. Braun (1929) dagegen beobachtete bei Dipsacaceen, daß die Entwicklung des Periplasmodiums erst begann, wenn die Pollenkörner schon eine kräftig entwickelte Exine zeigten. Seiner Meinung nach liegt die Hauptaufgabe darin, Nahrungssubstanzen für den Protoplasten des Pollenkorns zu liefern. Die Nährstoffe sollen durch Diffusion an den unverdickten Pollenaustrittsstellen in das Innere des Pollenkorns gelangen und hier vor allem zur Auffüllung der Vakuole dienen. Auch der Befund meiner Untersuchungen läßt diese Ansicht wahrscheinlich erscheinen. Wie die Abb. 23 wiedergibt, dringen die Nährstoffe des Periplasmodiums in das Innere des Pollenkorns ein, nachdem bereits eine starke Exine ausgebildet ist, doch während sich im Innern noch große Vakuolen befinden. Daß die Nährstoffe des Periplasmodiums durch Diffusion und nicht durch direkte Aufnahme zu den Protoplasten des Pollenkorns gelangen, ist daraus zu ersehen, daß die eindringenden Pfröpfe scharf gegen das Plasma abgegrenzt sind.

Der Vorgang des Periplasmodiums stellt eine Progression dar, da er gestattet, die Nährstoffe der Tapetenzellen in den Pollenkörnern auf einfachstem Wege nutzbar zu machen.

Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration von Centaurea zeigt folgenden Verlauf. Die Samenanlage ist in Übereinstimmung mit anderen Kompositen tenuinuzellat und von einem Integument umgeben. Ein weiteres wichtiges Kennzeichen, das der ganzen Familie gemeinsam ist, besteht darin, daß die Archesporzelle ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle wird und diese infolgedessen unmittelbar unter der Nuzellusepidermis liegt. Dies Verhalten zusammen mit der Tatsache der unitegminaten Samenanlage ist als Progression zu werten. Die Anlage des Archespors erfolgt in der Regel in der Einzahl, nur Centaurea Hoffmanniana zeigte neben einem einzelli-

gen mehrfach auch ein zweizelliges Archespor in einer Samenanlage. Da im allgemeinen die Reduktion des Archespors auf eine Zelle als Progression gilt, überrascht es, bei einer so hoch entwickelten Familie wie es die Kompositen sind, noch das primitive Merkmal eines mehrzelligen Archespors anzutreffen. Schnarf (1929) folgert gerade aus seinem Vorkommen bei den Kompositen, daß es sich hier um eine Förderung des ursprünglich einzelligen Archespors, also um eine Progression handelt. Doch steht dem die allgemeine Entwicklung des Pflanzenreichs entgegen, die stets von einer Vielzahl zur Zahlbeschränkung fortschreitet. So entwickeln sich z. B. in den Sporangien der Leptosporangiaten z a h l r e i c h e Archesporzellen, während ihre Zahl bei den Makrosporangien der Hydropterideen schon auf acht beschränkt ist. Von den durch sie gebildeten 32 Makrosporen gelangt nur noch eine einzige zur Weiterentwicklung. Von der Progression durch Zahlbeschränkung der Samenanlagen schreibt Engler 1924: „Wenn in einem Verwandtschaftskreis Formen auftreten, bei denen ein Teil der vorhandenen Samenanlagen nicht zur Reife gelangt, und andererseits auch Formen mit nur einer Samenanlage existieren, so sind die letzteren als vorgeschrittene Bildungen anzusehen." Somit gewinnt die Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß im mehrzelligen Archespor der Kompositen tatsächlich Relikte einer früheren Entwicklungsstufe vorliegen.

Die Embryosackmutterzelle hebt sich früh durch ihre Größe aus den Zellen der Umgebung hervor. Ferner zeichnet sie sich durch dichteres, stärker gefärbtes Zytoplasma und einen größeren Zellkern aus. Sie ist zu Beginn der allotypischen Teilungen von einer einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben.

Die Reduktionsteilung wird von der verhältnismäßig häufig beobachteten Synapsis eingeleitet. Wie bei den Pollenmutterzellen liegt das Fadenknäuel dem großen Nukleolus dicht an. Es folgt das Stadium der Diakinese, bei dem in einem Fall wiederum die Haploidzahl 12 festgestellt werden konnte. Metaphase und Anaphase verlaufen normal, im Anschluß an die Telophase wird von den Zentralspindelfasern ein Phragmoplast gebildet, der zur Ausbildung einer Zellwand zwischen den beiden Tochterkernen führt. Die Progression der simultanen Wandbildung ist bei der weiblichen Haploidgeneration also nicht durchgeführt. Der Verlauf der homöotypischen Teilung ist in den beiden neugebildeten Zellen der gleiche, ihre Kerne befinden sich zur gleichen Zeit in denselben Teilungsstadien. In der Regel liegen die beiden Teilungsspindeln der Achse des Nukleolus parallel, seltener ist der Fall, daß sie unter einem Winkel zu ihr geneigt sind; doch auch dann werden die vier Makrosporen noch in einer Reihe angelegt.

Sämtliche Makrosporen sind nach Ausbildung der Querwände gleichweit entwickelt, doch hebt sich die chalazale sehr bald durch

ihre Größe hervor; aus ihr wird stets der Embryosack gebildet. Die Degeneration der drei anderen findet gleichzeitig oder in verschiedener Reihenfolge statt. So sehen wir bei Centaurea bella und C. scabiosa die Degeneration an der mikropylaren Makrospore beginnend, bei C. montana tritt sie gleichzeitig in den drei Makrosporen ein und C. rupestris zeigt die Degeneration gleichzeitig in der ersten und dritten beginnend, während die zweite noch einige Zeit erhalten bleibt. Bei einigen Arten sind auch verschiedene Typen nebeneinander anzutreffen.

Wenn die chalazale Makrospore den zweikernigen Embryosack gebildet hat, sind die Reste der drei anderen Makrosporen meist verschwunden. Gleichzeitig hat auch die Degeneration der Nuzellusepidermis eingesetzt. Ihre Zellen lösen sich voneinander, das Plasma erhält eine schaumige Struktur, während der langgestreckte Kern Hypertrophie zeigt. Sind die Epidermiszellen geschwunden, so liegt der junge Embryosack unmittelbar dem Integument an. Schon vorher hat das Integument seine innerste Schicht zu einem Tapetum ausgebildet. Die Tapetenzellen unterscheiden sich wesentlich von dem benachbarten Gewebe. Sie sind stark radial gestreckt, dicht mit Plasma gefüllt und zeigen einen großen Kern mit mehreren Nukleolis. Das Tapetum ist in den späteren Stadien vornehmlich an den Seiten des Embryosackes ausgebildet, während es an der Mikropyle und an der Basis in normales Parenchym übergeht. Die Anschauungen über die Funktion des Tapetums beim Embryosack sind recht verschieden. Hegelmaier (1889) kommt auf Grund seiner Beobachtungen an Kompositen zu dem Schluß, daß es vor allem Schutzfunktion besitze; und zwar soll es den jungen Embryo und das Endosperm gegen schädliche chemische Einflüsse schützen, die beim Auflösen der mittleren Integumentschicht durch enzymatische Verbindungen auftreten könnten. Goldflus (1898/99) dagegen schreibt ebenfalls auf Grund von Untersuchungen an Kompositen ihm eine ernährungsphysiologische Rolle zu, es soll die Auflösung der mittleren Integumentschicht bewirken und die so gewonnenen Nährstoffe dem Embryo zuleiten. Diese Anschauung wird von Lavialle 1912 geteilt; er glaubt, daß die Wirkung auf der Ausscheidung diastatischer Enzyme beruht und nennt die Schicht daher „assise digestive". Die ernährungsphysiologische Funktion der Tapetenzellen geht aus der ausgesprochenen Chromatophilie ihres Plasmas sowie dem starken Chromatinreichtum ihrer Kerne hervor, die ihnen im Aussehen Ähnlichkeit mit Drüsenzellen geben. Daß sie gleichzeitig eine mechanische Schutzfunktion für den Embryosack ausüben, scheint mir durch ihre pallisadenförmige Anordnung sowie die starke Kutinisierung der nach innen gelegenen Zellwände bewiesen.

Der zweikernige Embryosack, der durch den ersten Teilungsschritt der chalazalen Makrosporen gebildet wird, ist durch eine große zentral gelegene Vakuole charakterisiert. Sie entsteht bald nach der ersten Kernteilung, die wie die folgenden Kernteilungen im Embryosack nicht von Zellwandbildung begleitet ist. Die beiden Kerne haben gleiche Größe und gleichen Bau. Der zweite Teilungsschritt erfolgt in der Regel für beide Kerne gleichzeitig; eine Ausnahme konnte bei Centaurea cyanus beobachtet werden, wo in einem Fall der chalazale Kern in seiner Teilungsphase dem mikropylaren voraus war.

Das vierkernige Stadium zeigt in der Anordnung der Kerne Abweichungen. So liegen bei Centaurea cyanus und C. montana die Tochterkerne nebeneinander, in der langgestreckten Embryosackanlage von C. rupestris und C. pulcherrima liegen sie in einer Reihe untereinander, während bei C. nigrescens das Kernpaar an der Mikropyle nebeneinander, an der Chalaza untereinander liegt. Die verschiedene Lagerung der Kerne scheint durch die Form des Embryosackes bedingt zu sein.

Nach dem zweiten Teilungsschritt findet das stärkste Wachstum statt. Der Embryosack streckt sich besonders bei Centaurea pulcherrima und C. dealbata am Basalteil in die Länge und dringt dadurch weit in die Chalaza ein. Nach dem dritten Teilungsschritt werden zwischen den Kernen des Eiapparates und zwischen den Antipoden Zellwände angelegt. Die Synergiden sind meist langgestreckt; unterhalb von ihnen liegt die durch Größe des Kernes auffallende Eizelle. Die Polkerne legen sich nebeneinander und verschmelzen noch vor der Befruchtung in der Nähe der Eizelle zum sekundären Embryosackkern.

Besonderes Interesse verdient das Verhalten der Antipodenzellen. Teilweise bleiben drei einkernige Antipoden erhalten. Sie liegen entweder in einer Reihe untereinander, wie z. B. bei Centaurea rupestris, oder eine liegt zu unterst, die beiden anderen nebeneinander, wie es C. cyanus und C. nigrescens zeigen. Beginn einer Kernvermehrung durch Amitose in einer Antipodenzelle konnte bei C. montana beobachtet werden. Regelmäßige Ausbildung von vier Kernen in jeder Zelle zeigt C. pulcherrima, während es bei C. dealbata zu einer Vermehrung der Antipodenzellen selbst kommt. Es treten innerhalb der Gattung Centaurea also alle für die Kompositen beobachteten Typen auf. Die Aufgabe der Antipoden ist wohl eine physiologische: die Zufuhr von Nahrungsstoffen für den Embryo aus der Chalaza. Dies erhellt auch daraus, daß bei Antipodenvermehrung niemals ein Basalapparat oder ein chalazales Endospermhaustorium ausgebildet wird, weil diese Einrichtungen dieselbe Funktion besitzen, bei Antipodenvermehrung also überflüssig sind. Die vor oder nach der Befruchtung stattfindende Vermehrung der Antipoden ist also als bemerkenswerte Progression zu werten, sei es, daß sie sich in einer Vermehrung der Kerne äußert

oder in einer Vermehrung der Antipodenzellen oder auch in der Bildung zahlreicher vielkerniger Antipodenzellen. Wenn sich in ihrer Ausbildung selbst innerhalb einer einzigen Gattung so starke Unterschiede zeigen, so hängt dies wohl mit der verhältnismäßig späten phylogenetischen Entwicklung zusammen, die viele Progressionen noch nicht völlig hat durchführen lassen.

Die Ausbildung von Embryo und Endosperm erfolgt durch normale Doppelbefruchtung. Es setzt zunächst die Teilung des sekundären Embryosackkernes ein, erst später die der befruchteten Eizelle. Das Endosperm ist nach Schürhoff als Nährembryo anzusehen. Seine Entwicklung erfolgt bei Centaurea zunächst nuklear, doch setzt später am mikropylaren Ende Zellwandbildung ein. Im unteren Teil des Embryosackes erfolgt jedoch keine Zellbildung, die freien Endospermkerne liegen hier in einem dünnen Plasmastreifen der Wand des Embryosackes an.

Dahlgren, der für Centaurea 1920 und 1924 den rein nuklearen Typ beschrieb, glaubt ihn als Rückschritt aus dem zellularen entstanden: „Ich bin fest davon überzeugt, daß der nukleare Typus der älteste ist. Das ab initio zellulare Endosperm muß folglich an verschiedenen Stellen im System selbständig entstanden sein. Ich meine auch, daß eine regressive Entwicklung, d. h. ein Rückgang zum nuklearen Typus hier und da hat stattfinden können." Diesen letzten Fall glaubt er, wie gesagt, bei Centaurea realisiert.

Entgegen dieser Auffassung sieht Schürhoff (1926) im zellularen Typus den primitiven, im nuklearen stets den abgeleiteten, da die Ausbildung freier Kerne an den verschiedensten Stellen des Pflanzenreichs stets als Progression zu werten ist. Die Endospermentwicklung bei Centaurea dürfte diese Auffassung bestätigen, wobei das spätere Auftreten von Zellwänden im mikropylaren Teil des Embryosackes dafür spricht, daß die Progression der nuklearen Endospermentwicklung eine relativ junge, noch nicht vollkommen durchgeführte Erwerbung ist. Wenn bei anderen Gattungen der Kompositen neben dem nuklearen Typus dennoch auch der zellulare auftritt, so zeigt das eben genau so wie das Verhalten der Antipoden, daß die Progressionen im Pflanzenreich nicht parallel laufen, da sie zum Teil erst relativ spät und zu verschiedener Zeit eingesetzt haben.

Bei der Abb. 113 und der Mikrophot. 1 möchte ich noch hinweisen auf die Ausbildung von haarförmig verlängerten Epidermiszellen in der Mündung der Mikropyle, wie sie Dahlgren 1920 und 1924 als typisch für die Cynareen beschrieben hat.

Die Gattung Centaurea stellt in ihrer Haploidgeneration nach meinen Untersuchungen eine im ganzen recht geschlossene Gruppe dar, wie es ja schon die gleiche Chromosomenzahl erkennen läßt. Soweit

bisher Untersuchungen vorliegen, scheint auch mit den anderen Gattungen der Cynareen Übereinstimmung zu herrschen, so daß nur noch die Frage zu erörtern bleibt, wo die Cynareen innerhalb der Kompositen einzureihen sind. Hier ist eine Gliederung auf Grund zytologischer Befunde recht schwierig. Die Kompositen lassen zwar an zahlreichen Merkmalen erkennen, daß es sich um eine natürliche Verwandtschaft von gleichmäßig hoher Entwicklung handelt, doch treten einerseits zahlreiche Übergangsformen zwischen den einzelnen Formgruppen auf, andererseits sind noch an den verschiedensten Stellen Relikte früherer Entwicklungsstufen anzutreffen, was wohl beides zweifellos darauf schließen läßt, daß die Familie relativ jung und noch in voller Entwicklung befindlich ist.

Die Tribus der Cynareen ist sowohl im Englerschen wie auch im Wettsteinschen System vor die Mutisieen an den Schluß der Tubifloren gestellt. Diese Anschauung läßt sich auch durch zytologische Befunde stützen. Zwar läßt sich ein allgemeines Charakteristikum für die Unterteilung der Familie in Tubifloren und Liguliflоren in der Haploidgeneration nicht aufstellen, doch gibt vor allem die Endospermentwicklung einen guten Anhaltspunkt für die Anordnung der Tribus. Gerade die Endospermverhältnisse lassen ja, wie Hegelmaier und Jacobson-Stiasny und in neuerer Zeit vor allem Schürhoff (1924 und 1927) gezeigt haben, zum Teil sehr gute Schlüsse über phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse zu.

Innerhalb der Kompositen findet der Schritt von der zellularen zur nuklearen Endospermausbildung statt. Bis zum Tribus der Senecioneen herrscht der zellulare Typ. Bei den Calenduleen wird, wie Schürhoff 1927 ausführt, zunächst durch Synergidenhaustorien die Ausbildung des nuklearen Endospermtypus verzögert, indem die Haustorien die Funktion des Endosperms, die Heranschaffung von Nährstoffen, übernehmen. Schürhoff schreibt: „Die Haustorienbildung an der Mikropyle und der Chalaza durch andere Organe als das Endosperm scheint aber die Progression des zellulären Endosperms zum nukleären nicht lange aufhalten zu können. So finden wir bei den Calenduleae allerdings, daß Calendula wahrscheinlich infolge Vorhandenseins des Haustoriums noch zelluläres Endosperm besitzt, während andere Calendula-Arten, welche keine Haustorien besitzen, z. B. Dimorphoteca pluvialis und wahrscheinlich auch Tripteris Vaillantii eine zuerst nukleäre Endospermanlage bilden."

Die Entwicklung der Cynareen schließt sich dieser Entwicklungstendenz an. Bei Ursinia ist trotz mikropylaren Haustoriums und der Ausbildung einer Riesenantipode als Haustorium das Endosperm schon nuklear geworden. Die anderen Arten der Tribus zeigen, wie ich in meinen Untersuchungen ausgeführt habe, keine Haustorienanlagen

mehr. Vielmehr entwickeln sie statt dessen ein nukleares Endosperm, wobei das spätere Auftreten von Zellwänden, wie schon gesagt, darauf hinweist, daß es sich hierbei um eine relativ junge Erwerbung handelt. Auch die Antipodenvermehrung, die bei einigen Arten beobachtet wurde, läßt noch die Tendenz erkennen, mit dieser Hilfe den Schritt zum nuklearen Endosperm hinauszuzögern; denn die Vermehrung der Antipoden entspricht insofern einer Haustorienbildung, als auch sie eine bessere Nahrungsstoffzufuhr für den Embryo bewirken soll. Aber sie vermag ebensowenig wie die Haustorien selbst die Entwicklung zum nuklearen Endosperm aufzuhalten. Die frühe Degeneration der Antipodenzellen, meist schon vor Eintritt der Befruchtung, zeigt, daß ihre Funktion vom Endosperm übernommen wurde. Eine sehr ähnliche Entwicklung ist für die Reihe der Pandanales von Schürhoff 1921 und Schönebeck 1924 beschrieben. Auch hier ist die Entwicklung zum nuklearen Endosperm durchgeführt. Eine Vermehrung der Antipoden tritt zwar noch ein, doch geht die Tendenz dahin, sie zu einem späteren Zeitpunkt vorzunehmen, so daß sie bei den Typhaceen sogar erst nach der Endospermausbildung erfolgt, eine Tatsache, die ebenso wie ihre frühe Degeneration bei Centaurea beweist, daß ihre ehemalige Aufgabe durch das nukleare Endosperm übernommen ist.

Eine Weiterentwicklung in dieser Richtung zeigt sich auch bei der anschließenden Gruppe der Mutisieen, für die Dahlgren 1924 rein nukleares Endosperm angibt. Die Antipoden sind hier, wie aus seiner Zeichnung hervorgeht, schon vor der Befruchtung geschwunden.

Man kann wohl annehmen, daß die Entwicklung der Ligulifloren parallel zu der der Tubulifloren erfolgt, da auch wieder bei den meisten Arten zellulares Endosperm vorliegt, und nur wenige Gattungen den Schritt zum nuklearen schon vollzogen haben. Doch fehlen hier teilweise noch spezielle Untersuchungen, teilweise liegen auch widersprechende Angaben in der Literatur vor.

Eine Reihe anderer für die Kompositen allgemein charakteristischer Merkmale finden sich unabhängig voneinander in den einzelnen Gruppen, wie z. B. mehrzelliges Archespor und Bau des Embryosackes nach einem anderen als dem Normaltyp, so daß sie nicht für die Eingliederung der Gruppen innerhalb der Familie herangezogen werden können.

Zusammenfassung.

Die Haploidzahl von Centaurea bella, C. pulcherrima, C. dealbata, C. cyanus, C. montana, C. rupestris, C. nigrescens, C. scabiosa und C. Hoffmanniana beträgt 12.

Die Tetradenteilung geht nach dem simultanen Furchungstyp vor sich.

Im reifen Pollenkorn sind zwei spindelförmig gestreckte generative Kerne und ein vegetativer Kern enthalten.

Die Tapetenzellen sind während der Synapsis teilweise vierkernig. Kernverschmelzungen kommen vor. Im Stadium des einkernigen Pollenkornes bilden sie ein echtes Periplasmodium.

Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinuzellat. Das Archespor ist einzellig, nur bei C. Hoffmanniana zuweilen zweizellig. Eine Deckzelle wird nicht abgegeben, die chalazale Makrospore liefert den Embryosack.

Die Embryosackentwicklung geht nach dem Normaltyp vor sich. Die Antipoden sind entweder einkernig, durch Mitose oder durch Amitose mehrkernig, oder es tritt Antipodenvermehrung ein. Zu Haustorienbildungen des Endosperms kommt es nicht. Es erfolgt normale Befruchtung. Die Endospermbildung erfolgt zunächst nuklear, später setzt am mikropylaren Ende Zellwandbildung ein, während im chalazalen Teil des Embryosackes die freien Endospermkerne in einer dünnen Plasmaschicht der Wand des Embryosackes anliegen.

Die Stellung der Cynareen vor den Mutisieen an den Schluß der Tubuliflorен läßt sich durch die Haplontenentwicklung stützen. Der Schritt vom zellularen zum nuklearen Endosperm, bei dem vorhergehenden Tribus der Calenduleen durch Ausbildung von Haustorien und durch Antipodenvermehrung hinausgezögert, ist hier zum Durchbruch gekommen. Die Antipodenvermehrung bei einigen Centaureen zeigt noch die Tendenz der vorhergehenden Gruppe. Die frühe Degeneration der Antipoden läßt erkennen, daß ihre physiologische Spezialisierung durch das nukleare Endosperm überflüssig geworden ist.

Literaturverzeichnis.

Afzelius, K.: Embryologische und zytologische Studien in Senecio und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani. 8. 1924.

Braun, W.: Die Haploidgeneration der Dipsacaceen und ihre Bedeutung für die systematische Stellung dieser Familie. Diss. phil. Berlin 1929.

Dahlgren, K.: Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zs. Bot. 12. 1920.
Studien über Endospermentwicklung d. Kompositen. Sv. Bot. Tidskr. 18. 1924.

Engler-Gilg: Syllabus d. Pflanzenfam. 9. u. 10. Aufl. Berlin 1924.

Gates, R.: Pollen development in hybrids of Oenothera lata x O. Lamarkkiana. Bot. Gaz. 43. 1909.

Goldflus, M.: Sur la structure et les fonctions de l'assise épitheliale et des antipodes chez les composées. Journ. Bot. France. 12/13. 1898/99.

Hegelmaier, F.: Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitung. 47. 1889.

Jacobson-Stiasny, E.: Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Wien. 123. 1914.

Laviallé, P.: Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 9, 15. 1912.
— Contribution à l'étude de l'ovaire chez les Composées. Bull. Soc. Bot. France. 68. 1921.

Palm, B.: De Embryologia generum Asteris et Solidaginis. Acta Horti Berg. 5. 1914.
— Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. Sv. Bot. Tidskr. 8. 1914.
— Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm 1915.

Poddubnaja, W.: Spermatogenesis bei einigen Kompositen. Planta. 4. 1927.

Schnarf, K.: Embryologie der Angiospermen. In: Linsbauer, Handbuch Pflanz.-Anat. Abt. 2, Teil 2, Bd. 10, 2. 1929.
— Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin 1931.

Schönebeck, B.: Die Antipodenvermehrung der Typhaceen. Ber. dt. Bot. Ges. 42. 1924.

Schürhoff, P. N.: Über die Teilung des generativen Kernes vor der Keimung des Pollenkornes. Arch. Zellforsch. 15. 1919.
Der Embryosack von Tussilago Farfara. Ber. dt. Bot. Ges. 38. 1920.
— Die Antipodenvermehrung d. Sparganiaceen. Ber. dt. Bot. Ges. 38. 1921.
— Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926.
— Synergidenhaustorien der Calenduleae und Arctotideae. Ber. dt. Bot. Ges. 44. 1927.

Schürhoff, P. N.: Über die Entwicklung des Eiapparates der Angiospermen. Ber. dt. Bot. Ges. 46. 1928.

Strasburger, E.: Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena 1884.

Tahara, M.: Zytologische Studien an einigen Kompositen. Journ. Coll. Sc. Tokyo. 43. 1921.

Tulasne, L. R.: Nouvelle étude d'embryogénie végétale. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 4, 3. 1855.

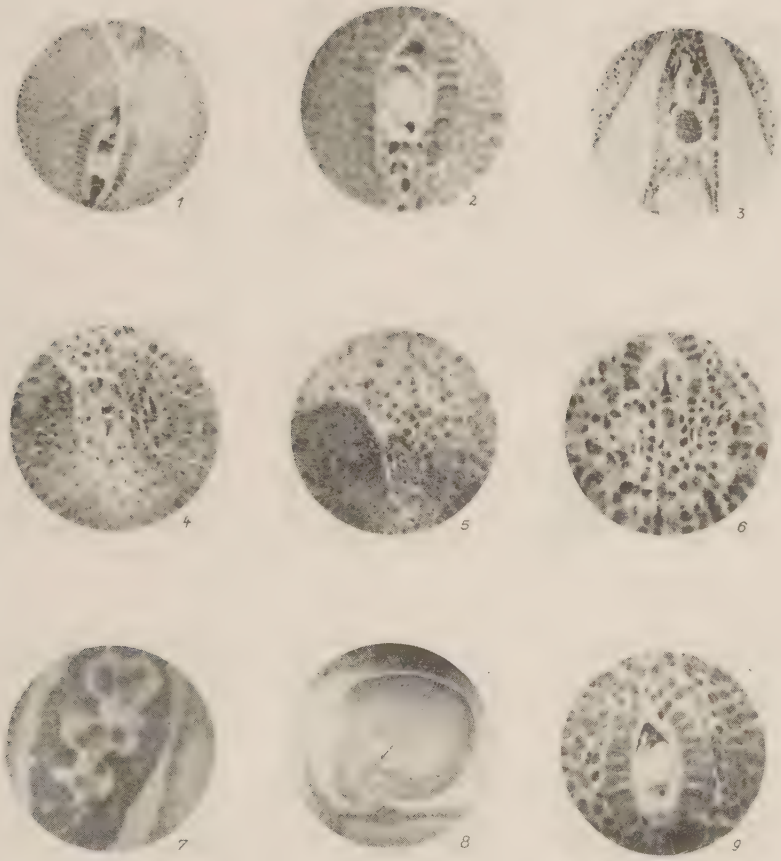
Weinedel-Liebau, F.: Zytologische Untersuchungen an Artemisiaarten. Jb. wiss. Bot. 69. 1928.

Wettstein, R.: Handb. syst. Bot., 3. Aufl. 1924.

Lebenslauf.

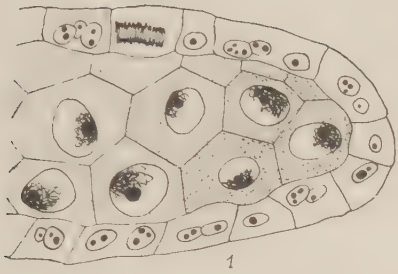
Ich wurde am 13. Oktober 1909 als Sohn des Rechtsanwalts Karl Fritsch in Landsberg (Warthe) geboren. Ich bin arischer Abstammung und evangelischer Konfession. Von 1919 bis 1928 besuchte ich das Humanistische Gymnasium meiner Vaterstadt und bestand dort 1928 die Reifeprüfung. Dann trat ich als Praktikant in die Apotheke des Herrn Dr. Th. Meinecke zu Winsen (Luhe) ein und bestand 1928 in Lüneburg mein Vorexamen. Nach einem Assistentenjahr in der Kant-Apotheke in Königsberg (Ostpreußen) bezog ich die Philipps-Universität zu Marburg und legte Ostern 1932 mein Staatsexamen als Apotheker ab. Seitdem beschäftigte ich mich mit botanischen und speziell zytologischen Studien im Botanischen Museum zu Berlin-Dahlem.

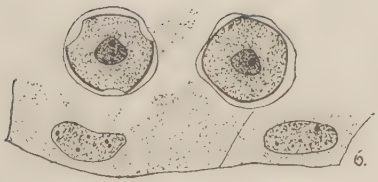
Meine akademischen Lehrer waren in Marburg die Herren Professoren Brand, Claußen, Geßner, Grüneisen, Nordhausen, und in Berlin die Herren Professoren Diels, Gilg, Mannich, Noack, Pilger, Schürhoff, Spranger.



Mikrophotographien.

Mikrophot. 1. C. bella: Achtkerniger Embryosack.
.. 2. C. dealbata: Antipodenvermehrung.
.. 3. C. rupestris: Embryo mit Endosperm.
. 4. C. Hoffmanniana: Zweizelliges Archespor.
.. 5. C. Hoffmanniana: Zweizelliges Archespor.
.. 6. C. scabiosa: Vier Makrosporen.
.. 7. C. scabiosa: Periplasmodium.
.. 8. C. montana: Samenanlage, Übersichtsbild.
.. 9. C. pulcherrima: Vierkerniger Embryosack.

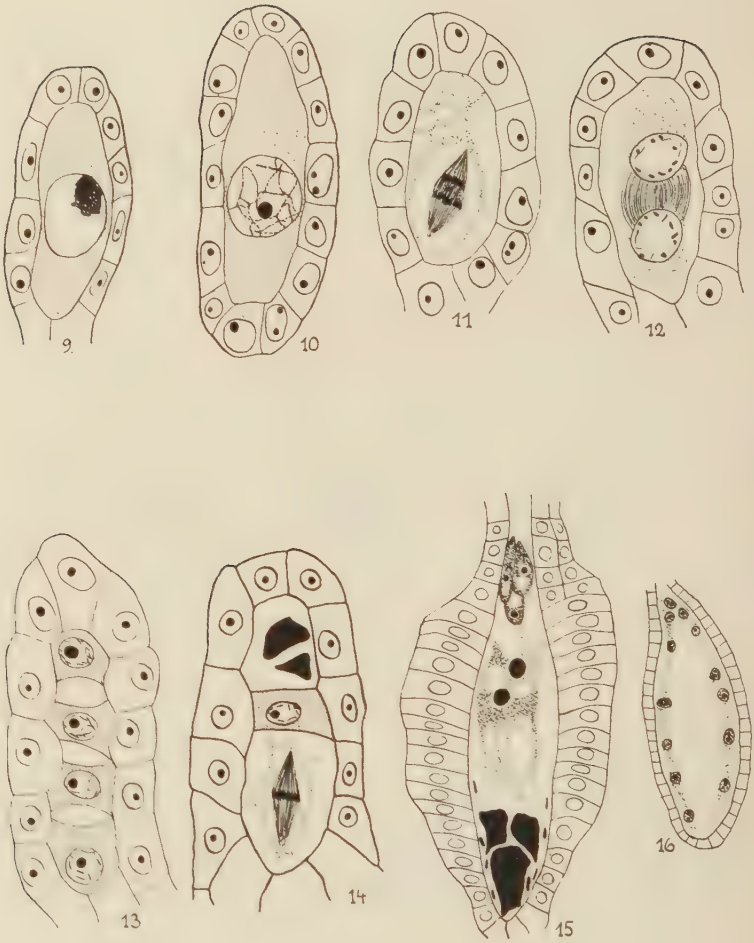




Centaurea bella.

Vergr.: Abb. 1: 425 : 1; Abb. 2, 3: 1100 : 1; Abb. 4—8: 600 : 1.

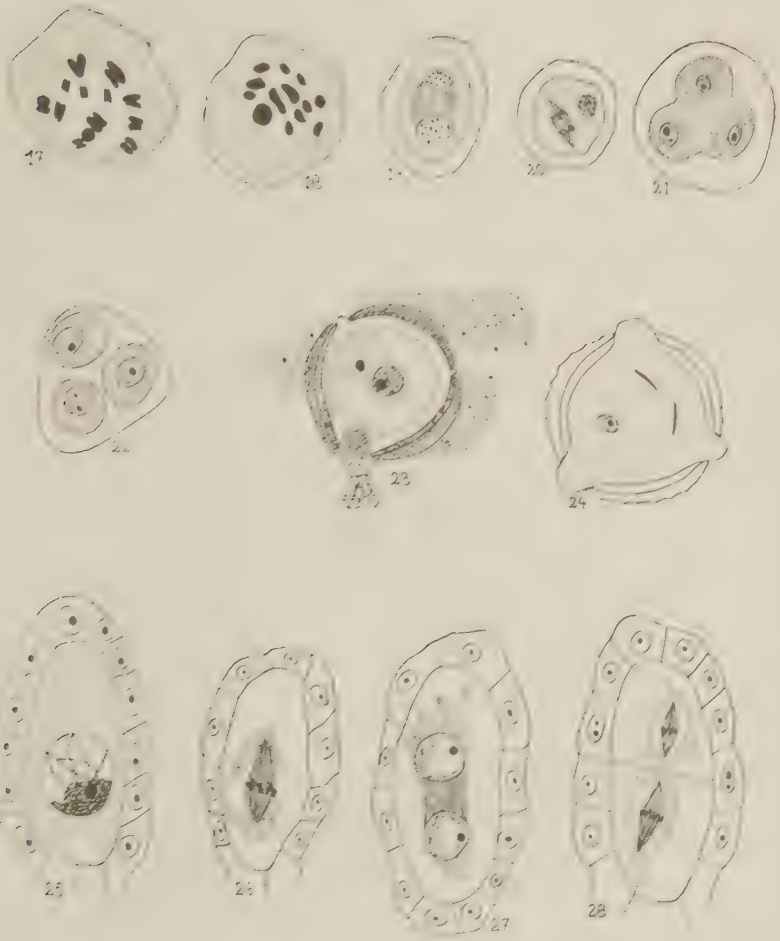
Abb. 1: Synapsis der P. M. Z. — Abb. 2: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 3: Anaphase. — Abb. 4: Furchungsstadium. — Abb. 5: Pollentetrade. — Abb. 6: Periplasmodium. — Abb. 7: Einkerniges Pollenkorn. — Abb. 8: Dreikerniges Pollenkorn.



Centaurea bella.

Vergr.: Abb. 9—14: 600 : 1; Abb. 15: 350 : 1; Abb. 16: 75 : 1.

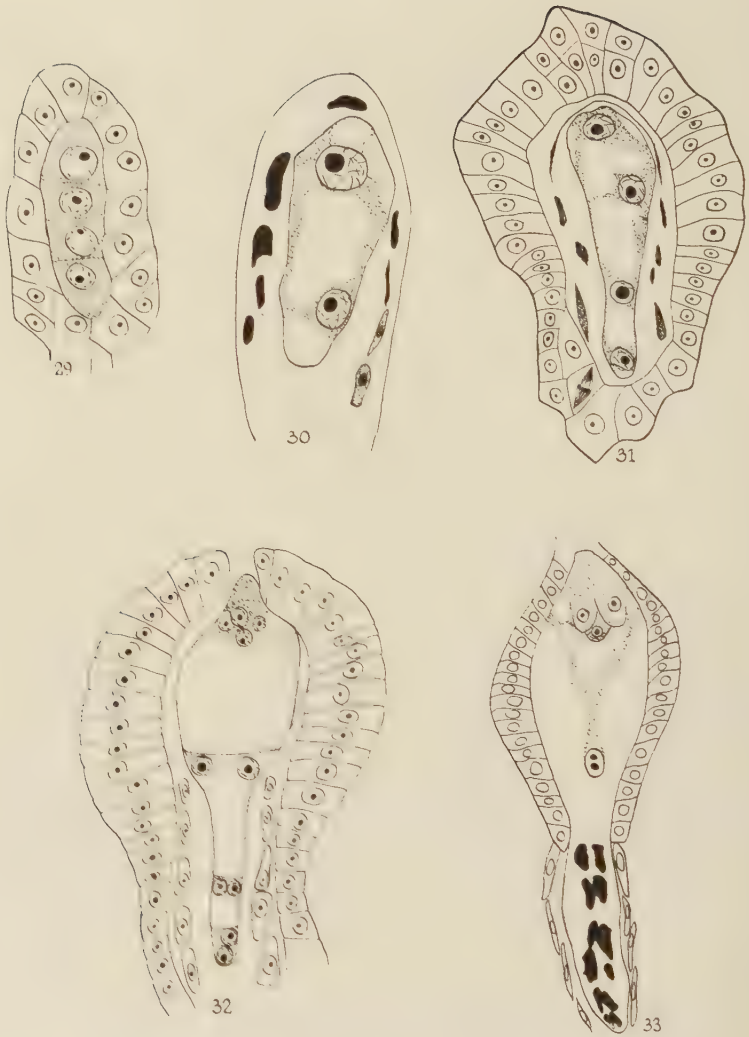
Abb. 9: Synapsis der E. M. Z. — Abb. 10: Pachynema. — Abb. 11: Anaphase. Abb. 12: Dyade. — Abb. 13: Makrosporentetrade. — Abb. 14: Metaphase der chalazalen Makrospore. — Abb. 15: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 16: Nukleares Endosperm.



Centaurea pulcherrima.

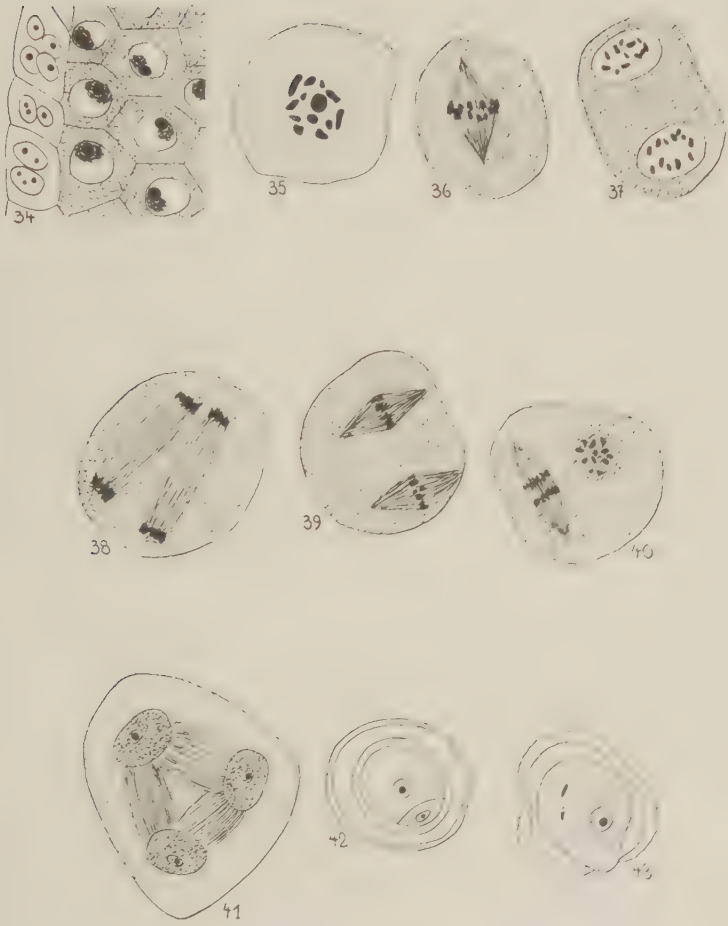
Vergr.: Abb. 17—18: 1100 : 1; Abb. 19—28: 600 : 1.

Abb. 17 und 18: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 19: Interkinese. — Abb. 20 Anaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 21 Furchung-stadium. — Abb. 22 Pollentetrade. — Abb. 23 Periplasmodium. — Abb. 24 Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 25 Synapsis der E. M. Z. — Abb. 26 Metaphase. — Abb. 27 Dyade. — Abb. 28: Metaphase der homöotyp. Teilung.



Centaurea pulcherrima.

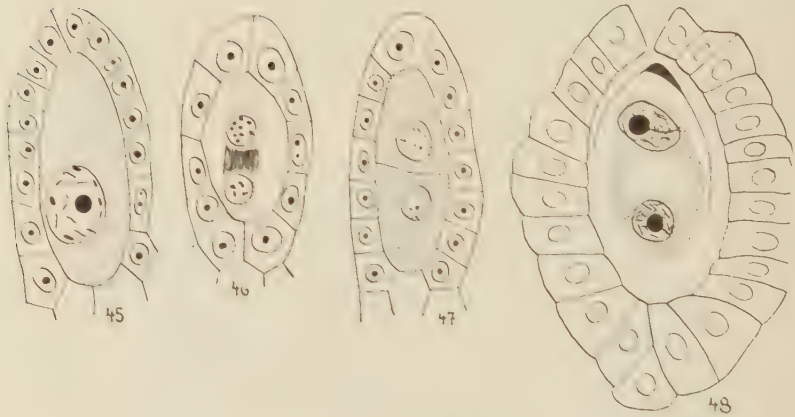
Vergr.: Abb. 29—30: 600 : 1; Abb. 31: 425 : 1; Abb. 32—33: 275 : 1.
Abb. 29: Makrosporentetrade. — Abb. 30: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 31: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 32: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 33: Antipodenvermehrung.

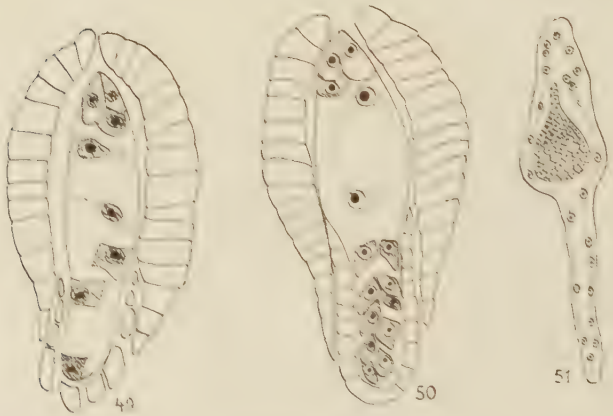


Centaurea dealbata.

Vergr.: Abb. 34: 600 : 1; Abb. 35—41: 1100 : 1; Abb. 42 u. 43: 600 : 1.

Abb. 34: Synapsis der P. M. Z. — Abb. 35: Diakinese. — Abb. 36. Metaphase. Abb. 37: Interkinese. — Abb. 38—40: Homöotyp. Teilung. — Abb. 41 Pollentetrade. — Abb. 42: Zweikerniges Pollenkorn. — Abb. 43 Dreikerniges Pollenkorn.

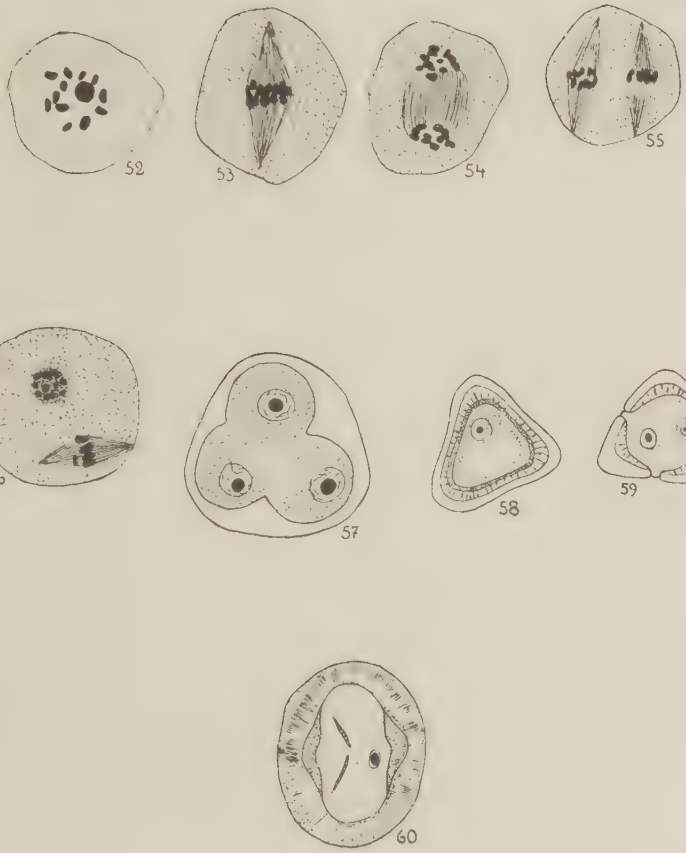




Centaurea dealbata.

Verg.: Abb. 44—48: 600 : 1; Abb. 49—51: 350 : 1.

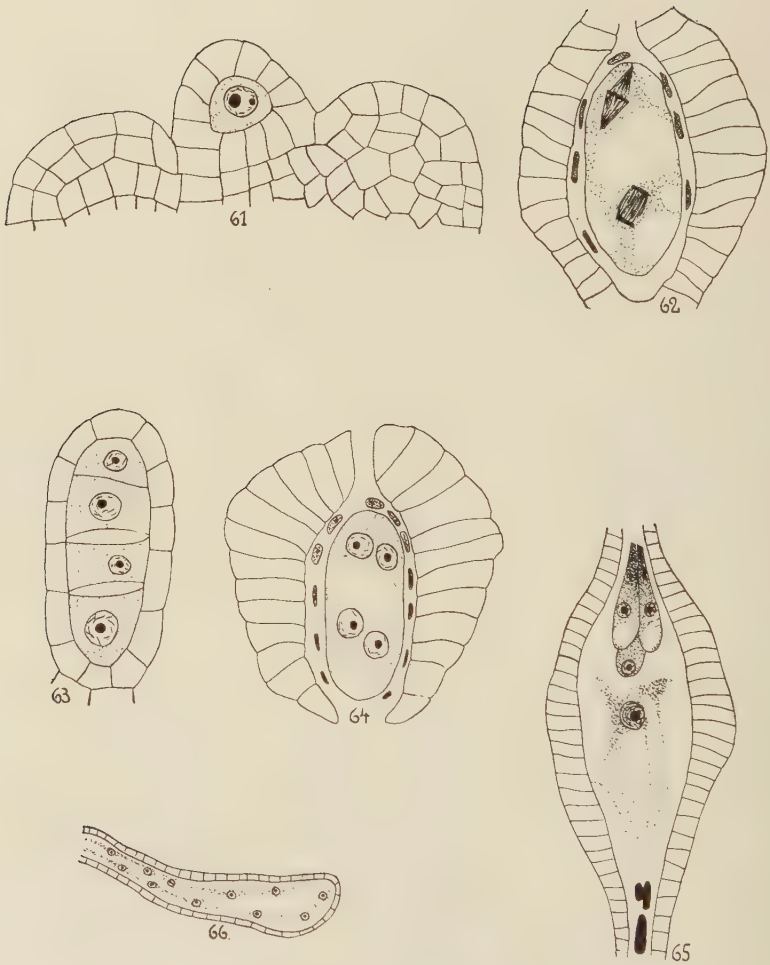
Abb. 44: E. M. Z. — Abb. 45. E. M. Z. — Abb. 46: Dyade. — Abb. 47: Dyade. — Abb. 48: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 49: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 50: Antipodenvermehrung. — Abb. 51: Embryo mit nuklearem Endosperm.



Centaurea cyanus.

Vergr.: Abb. 52—57: 1100 : 1; Abb. 58—60: 600 : 1.

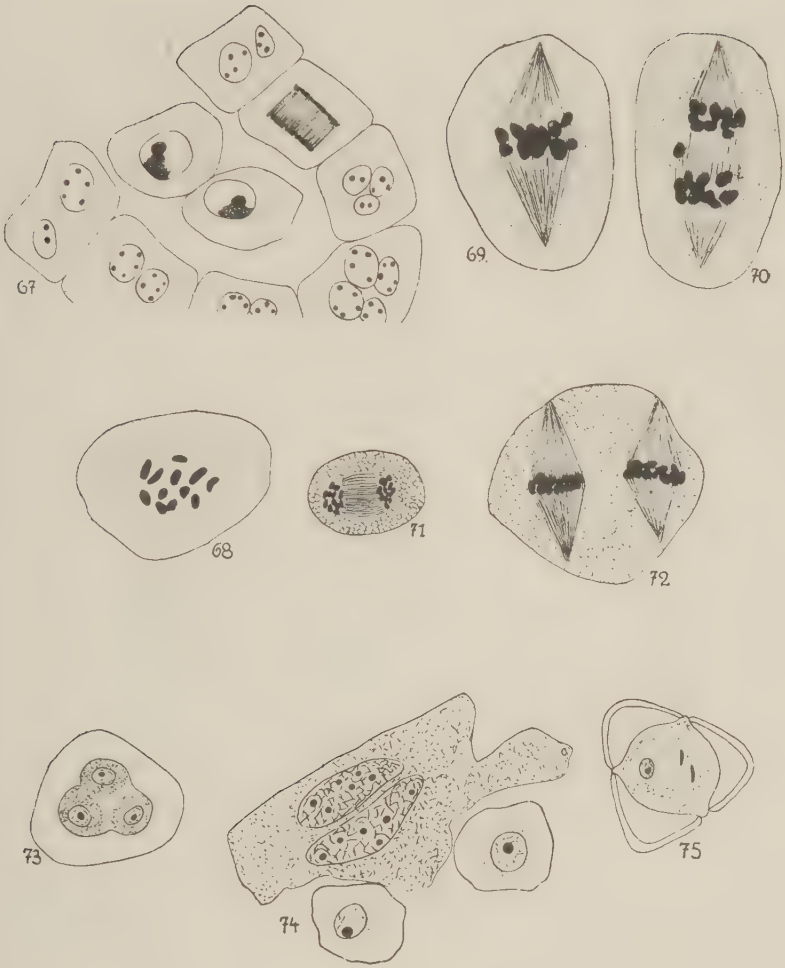
Abb. 52: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 53: Metaphase. — Abb. 54: Telophase. — Abb. 55: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 56: Metaphase der homöotyp. Teilung, Spindeln gekreuzt. - - Abb. 57: Furchung. — Abb. 58: Einkerniges Pollenkorn. — Abb. 59: Zweikerniges Pollenkorn. — Abb. 60: Dreikerniges Pollenkorn.



Centaurea cyanus.

Vergr.: Abb. 61—64: 600 : 1; Abb. 65: 275 : 1; Abb. 66: 75 : 1.

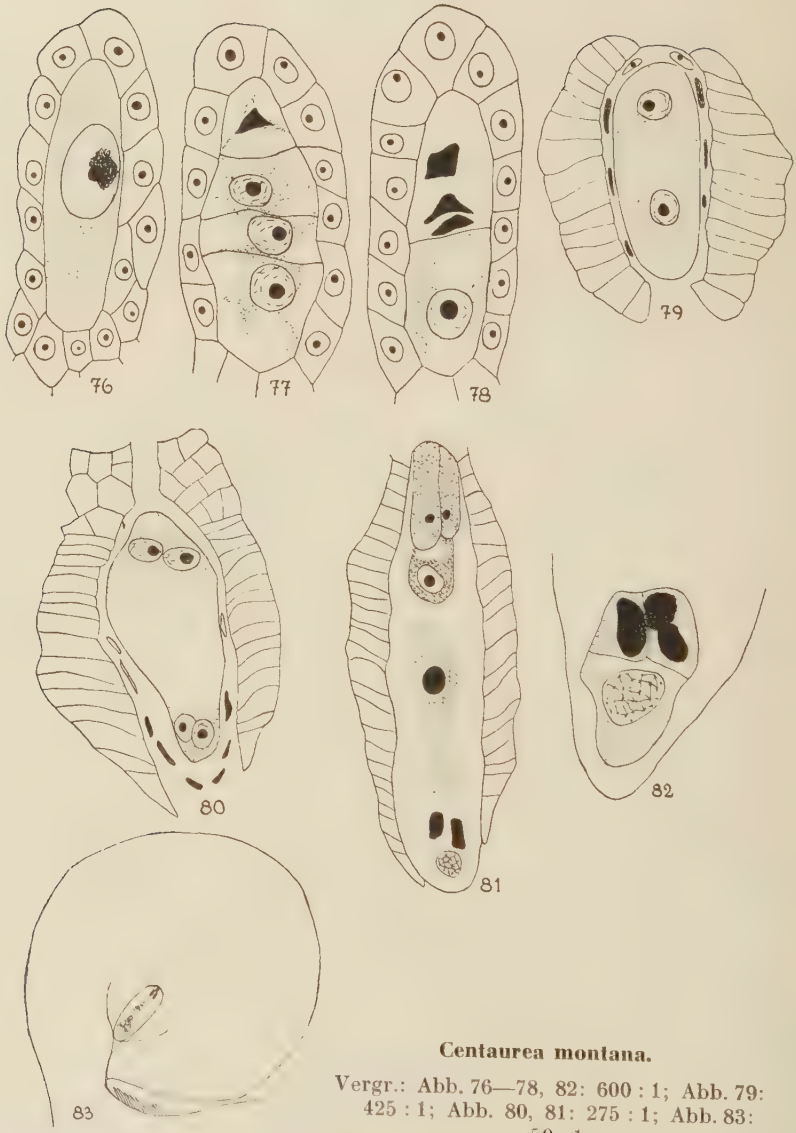
Abb. 61: E. M. Z. — Abb. 62: Homöotyp. Teilung. — Abb. 63: Makrosporentetrade. — Abb. 64: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 65: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 66: Nukleares Endosperm.



Centaurea montana.

Vergr.: Abb. 67, 71, 73—75: 600 : 1; Abb. 68—70, 72: 1100 : 1.

Abb. 67: Synapsis der P. M. Z. — Abb. 68: Diakinese. — Abb. 69: Metaphase. — Abb. 70: Anaphase. — Abb. 71: Interkinese. — Abb. 72: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 73: Furchung. — Abb. 74: Periplasmodium. — Abb. 75: Dreikerniges Pollenkorn.



Centaurea montana.

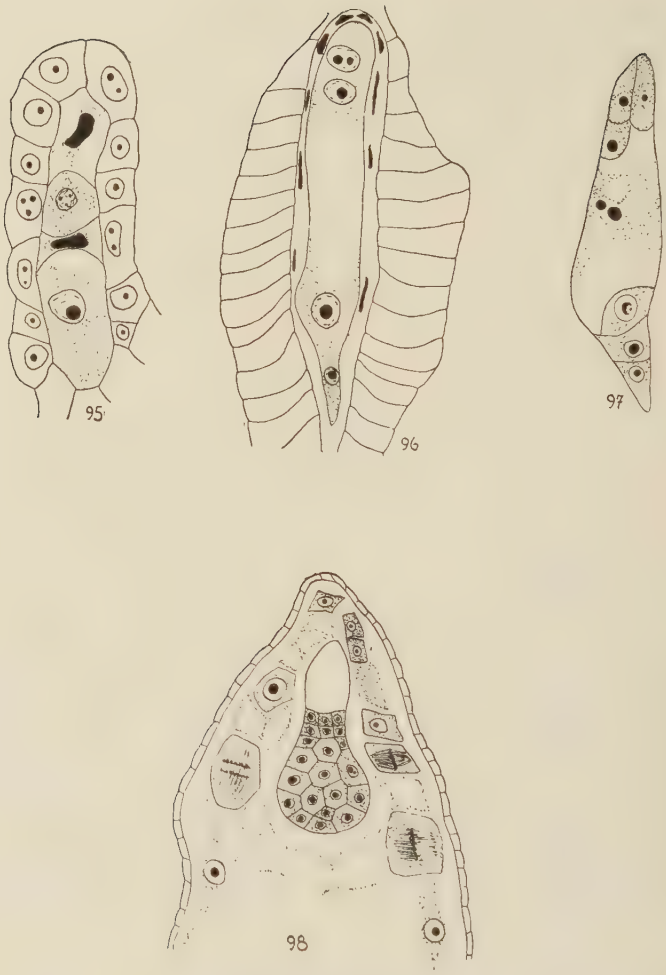
Vergr.: Abb. 76—78, 82: 600 : 1; Abb. 79: 425 : 1; Abb. 80, 81: 275 : 1; Abb. 83: 50 : 1.

Abb. 76: Synapsis der E. M. Z. — Abb. 77, 78: Makrosporentetrade. — Abb. 79: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 80: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 81: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 82: Amitotische Teilung eines Antipodenkerns. — Abb. 83: Übersichtsbild der Samenanlage.

Centaurea rupestris.

Vergr.: Abb. 84—87: 1100 : 1; Abb. 88—94: 600 : 1.

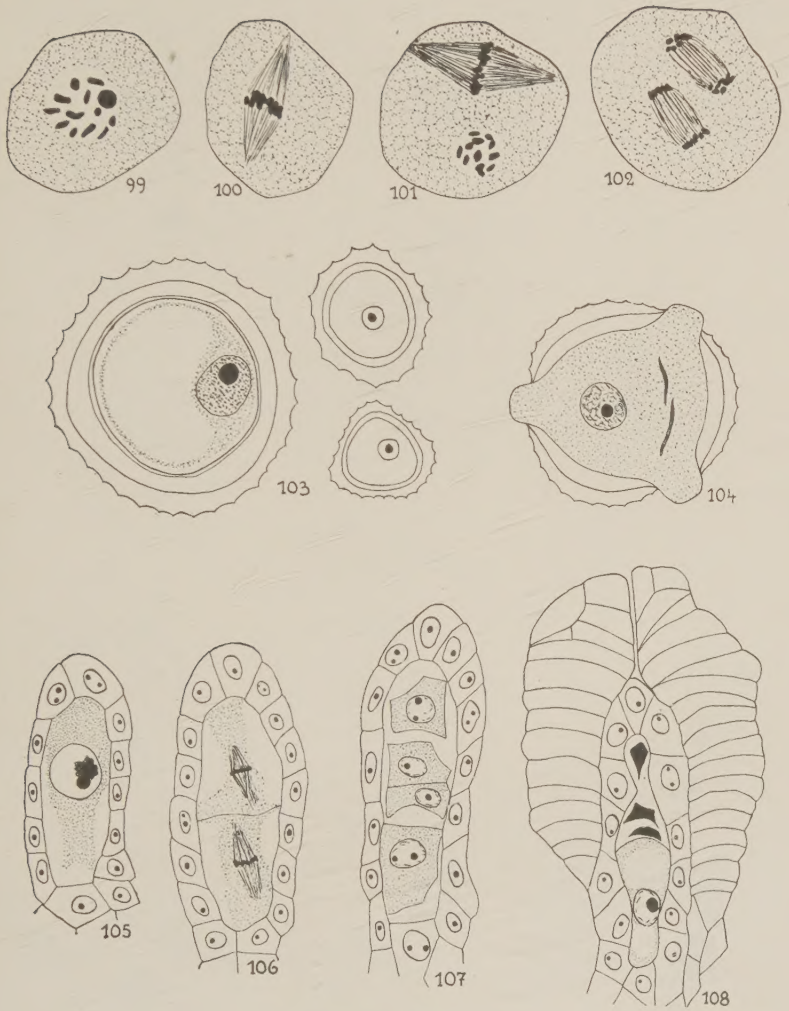
Abb. 84: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 85: Metaphase. — Abb. 86: Telophase. — Abb. 87: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 88: Beginn des Periplasmodiums. — Abb. 89: Einkerniges Pollenkorn. — Abb. 90: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 91: Diakinese der E. M. Z. — Abb. 92: Metaphase. — Abb. 93: Dyade. — Abb. 94: Homöotyp. Teilung.



Centaurea rupestris.

Vergr.: Abb. 95: 600 : 1; Abb. 96, 97: 425 : 1; Abb. 98: 350 : 1.

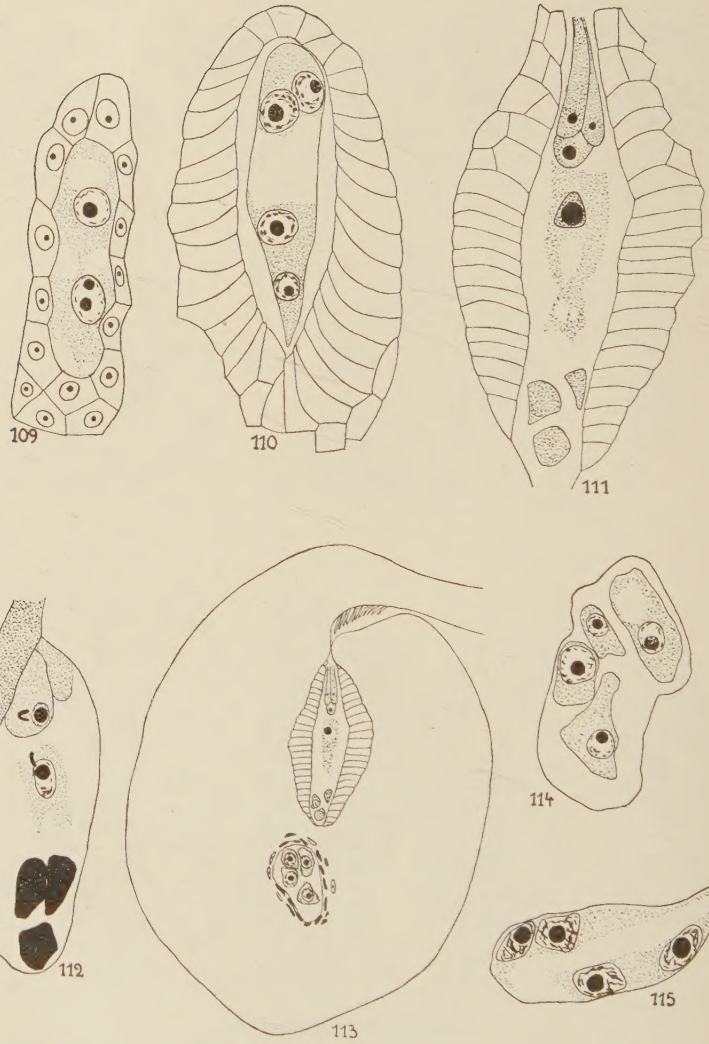
Abb. 95: Makrosporentetrade. — Abb. 96: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 97: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 98: Embryo mit Zellwandbildung im Endosperm.



Centaurea nigrescens.

Vergr.: Abb. 99—104: 1100 : 1; Abb. 105—107: 600 : 1; Abb. 108: 425 : 1.

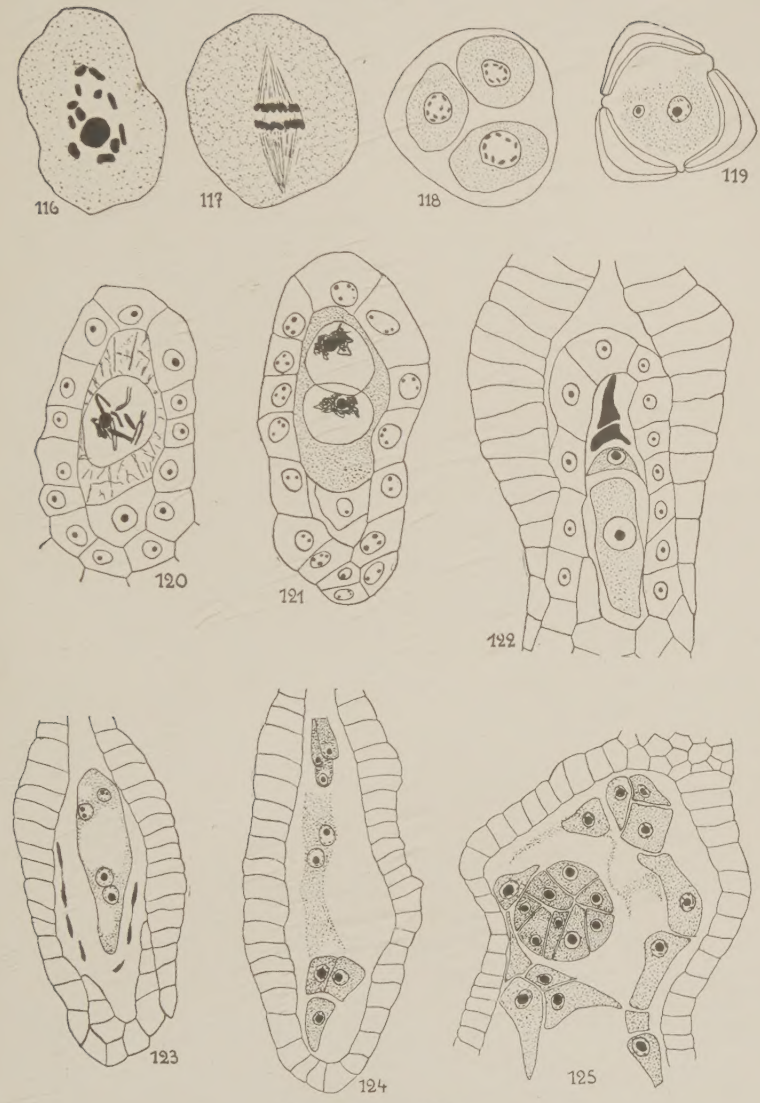
Abb. 99: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 100: Metaphase. — Abb. 101: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 102: Telophase der homöotyp. Teilung. — Abb. 103: Normaler Pollen und Zwergpollen. — Abb. 104: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 105: Synapsis der E. M. Z. — Abb. 106: Homöotyp. Teilung. — Abb. 107: Makrosporentetrade. — Abb. 108: Drei Makrosporen degenerierend.



Centaurea nigrescens.

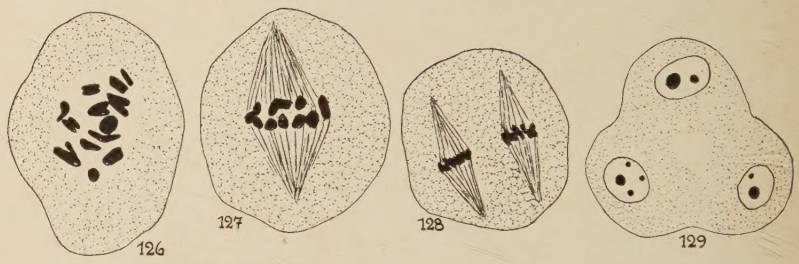
Vergr.: Abb. 109, 115: 600 : 1; Abb. 110, 112, 114: 425 : 1; Abb. 111: 350 : 1; Abb. 113: 250 : 1.

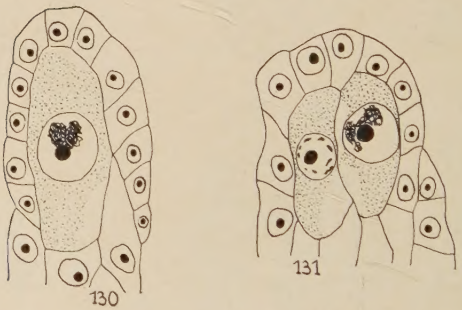
Abb. 109: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 110: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 111: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 112: Befruchtungsstadium. — Abb. 113: Reifer Embryosack, darunter zweite Makrosporentetrade. — Abb. 114: Die vier Makrosporen des zweiten Nuzellus. — Abb. 115: Endosperm, vierkern.



Centaurea scabiosa.

Vergr.: Abb. 116, 117: 1100 : 1; Abb. 118—122: 625 : 1; Abb. 123—125: 425 : 1. Abb. 116: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 117: Anaphase. — Abb. 118: Pollentetrade. — Abb. 119: Zweikerniges Pollenkorn. — Abb. 120: Strepsinema der E. M. Z. — Abb. 121: Dyade. — Abb. 122: Makrosporentetrade. — Abb. 123: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 124: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 125: Zellwandbildung im Endosperm.





Centaurea Hoffmanniana.

Vergr.: Abb. 126—128: 1100 : 1; Abb. 129—131: 600 : 1.

Abb. 126: Diakinese der P. M. Z. — Abb. 127: Metaphase. — Abb. 128: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 129: Furchung. — Abb. 130: Synapsis der E. M. Z. — Abb. 131: Zweizelliges Archespor.